



Note technique

MISE A JOUR DES EFFECTIFS ET PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DE LA POPULATION DE LOUPS EN FRANCE : conséquences sur la viabilité de la population à long terme

Novembre 2020

Préparé par : Nolwenn Drouet-Hoguet¹, Olivier Gimenez² & Christophe Duchamp¹

¹Office Français pour le Biodiversité – Direction de la recherche et appui scientifique

²CNRS – Centre d'écologie Fonctionnelle et Evolutive

MOTS CLEFS : calibration CMR/EMR ; survie ; effectifs ; paramètres démographiques ; loup ; identification individuelle par génotypage

Table des matières

MISE A JOUR DES EFFECTIFS.....	3
Capture - Marquage - Recapture (CMR) et génétique	4
Effectif CMR estimé et indicateur EMR échantillonné sur le terrain	5
Mise à jour de la calibration CMR-EMR	5
Effectifs de loups en sortie d’hiver 2019 -2020.....	6
MISE A JOUR DES MODELES DEMOGRAPHIQUES	7
Retour sur les modèles existants	7
A propos de la viabilité et du seuil des 500 loups	8
Analyse de la viabilité avec l’effectif 2019	8
Mise à jour des paramètres démographiques : un taux de survie à la baisse	9
BILAN DEMOGRAPHIQUE 2020 ET PERSPECTIVES POUR LA GESTION DES POPULATIONS EN 2020	10

POINTS SAILLANTS

- 1) L'estimation des effectifs de la population de loups s'appuie sur des méthodes dites de « Capture-Marquage-Recapture » (CMR) qui tiennent compte de la détection imparfaite des animaux. En pratique, il s'agit de détections des profils génétiques établis sur les indices biologiques dont le traitement engendre un délai incompatible avec une mise à jour annuelle en temps réel. Les bilans annuels de population font ainsi appel à une projection de l'indicateur de tendance démographique, l'EMR (« Effectif Minimal Retenu »), résultat de la somme des tailles de groupe minimum de loups détectés durant l'hiver par le Réseau Loup-Lynx, corrigé par une fonction mathématique le reliant à la CMR.
- 2) L'intégration des données génétiques complétées pour les années 2015 à 2018 a permis une mise à jour des valeurs CMR et donc de la relation entre EMR et CMR. D'un lien linéaire valable jusqu'ici, cette relation entre l'EMR et la CMR a évolué vers un lien non linéaire (régression segmentée) avec une cassure significative de la pente depuis 2016.
- 3) Sur la base de la relation EMR/CMR mise à jour et des dernières analyses génétiques, **les effectifs en sortie d'hiver 2019-2020** sont ré-estimés à environ **580 loups** (N = 577 [474 - 679]).
- 4) Pour ce qui est des paramètres démographiques, la projection des deux modèles populationnels proposés dans l'Exco 2017 sont comparés : le modèle à croissance démographique exponentielle prédit une population en croissance, avec un taux de croissance compris entre 1.08 et 1.23. Le modèle à croissance freinée ouvre la possibilité de taux de croissance inférieurs à 1 [0.98-1.37]. Les analyses montrent que ces deux modèles (croissance exponentielle versus croissance freinée) ne peuvent pas être statistiquement départagés. On ne peut donc pas exclure une hypothèse avec une population en décroissance. Il s'agit d'un premier point de vigilance.
- 5) Les nouvelles données génétiques permettent également de recalculer les taux de survie qui passent de 74% avant 2014 à 58 % pour la période de 2014-2019, **soit une mortalité de 42 %** toutes classes d'âge confondues. Si d'après la bibliographie, un taux de mortalité moyen de 34 % reste supportable pour maintenir une croissance positive d'une population de loup, avec une mortalité de 42 % on s'approche des valeurs maximales (50 à 55 %), au-delà desquelles la population décline. Il s'agit d'un second point de vigilance.
- 6) Ainsi, plusieurs signaux vont dans le sens d'une dégradation de la dynamique de la population de loup : cassure de la relation de calibration, taux de croissance projetés, baisse significative de survie. Ces signaux sont à mettre en parallèle avec la politique de gestion indexée sur les effectifs et les prélèvements qui se sont intensifiés au cours des dernières années. Si l'objectif reste le maintien d'une croissance positive de la population *sensu* la réglementation en cours, nous recommandons une attention particulière à la révision de la politique de gestion de l'espèce pour éviter, le cas échéant, un scénario qui placerait la population en dessous du seuil recommandé par l'Expertise collective.

Effectif CMR estimé et indicateur EMR échantillonné sur le terrain

Le calcul des effectifs CMR consiste en premier lieu à intégrer le fait que tous les animaux ne sont pas détectables à un instant t pour corriger le nombre d'animaux détecté par le risque de les rater. Cette exercice par les modèles CMR n'est cependant possible qu'à retardement et à posteriori d'une saison de collecte d'indices complète (du fait du temps de traitement des échantillons terrain, du conditionnement, d'analyse et d'interprétation). Pour combler cette non réactivité, les effectifs de l'année en cours sont alors estimés en sortie d'hiver à partir d'une relation mathématique reliant l'indicateur du nombre minimum de loups détectés dans les Zones de Présence Permanente (ZPP) et la CMR établie sur les années précédentes. Ainsi, les suivis annuels menés par le réseau Loup/Lynx à l'échelle nationale permettent de mettre à jour en fin d'hiver le nombre de ZPP. Sur ces territoires, est mesuré à la fin de chaque hiver l'indicateur EMR (effectif minimal retenu), mesurant la tendance démographique de la population au travers de la somme des tailles de groupes minimum détectés durant l'hiver. Fort de cet indicateur disponible en temps réel en fin d'hiver, l'application de la fonction mathématique reliant l'EMR et la CMR autorise alors une projection pour prédire l'effectif probable de la population. La dernière calibration de cette relation entre EMR et population totale CMR a été réalisée en 2014 (cf. Duchamp et al, 2017² pour la méthode).

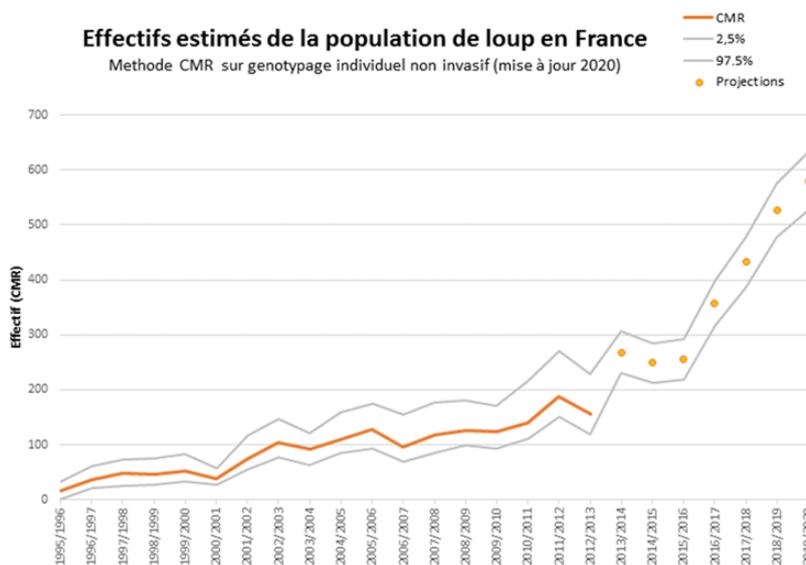


Figure 2. Effectifs estimés de la population de loups en France en sortie d'hiver 2019-2020. Le trait orange mesure la taille de la population par CMR, Les points de 2013-2014 à 2019-2020 (ronds oranges) sont déduits par projection sur la base de la relation $CMR=f(EMR)$ calibrée en 2014, sous l'hypothèse d'un fonctionnement similaire de la population. L'effectif estimé en sortie d'hiver 2019-20 était de 580 individus [528-633]. Voir Flash Info n°12.

Mise à jour de la calibration CMR-EMR

Les résultats, tant d'EMR que de CMR, de 1995 à 2013 étaient jusqu'ici utilisés pour établir la relation $CMR=f(EMR)$, sous forme d'une relation linéaire forte (coefficient de détermination $r^2=0.9$). L'intégration des dernières données génétiques complétées pour les années 2015 à 2018 autorise une mise à jour des valeurs CMR et donc de la relation $CMR=f(EMR)$. Cela permet ainsi de regarder si la relation est restée linéaire dans le temps ou si elle a changé depuis 2014 augurant d'une stabilité ou d'un changement dans le fonctionnement population. Cette hypothèse est une contrainte forte dans le résultat d'estimation des effectifs notamment en regard de l'augmentation des taux de prélèvements

indexés par l'Etat par arrêté ministériel sur les effectifs de loups ces dernières années (de 10 % de l'effectif estimé en 2018 à 17-19% en 2020).

L'application de la régression linéaire aux données CMR-EMR de 1995 à 2018 fonctionne globalement bien avec cependant trois points qui interrogent sa validité (2015, 2016, 2018), ce qui suggère un décrochage avec le modèle. Une seconde relation, sous la forme d'une régression segmentée encore dite « par morceaux » est testée (Figure 3, courbe bleue). L'ajustement aux données, mesuré par le critère AIC, est meilleur qu'avec la relation précédente, même si le point 2016 décroche toujours, **suggérant un changement récent dans la fonction qui lie la CMR à l'EMR.**

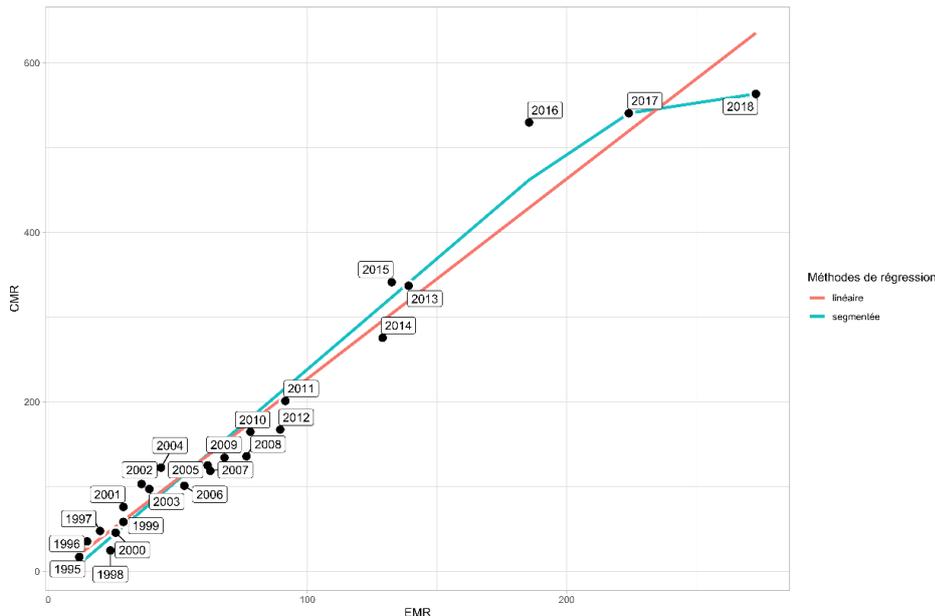


Figure 3 - Ajustement de la relation CMR-EMR 1) par régression linéaire simple (courbe rouge) ; 2) avec une régression segmentée dite « par morceaux » (courbe bleue). La régression segmentée est statistiquement meilleure pour décrire la relation entre données CMR et données EMR.

Effectifs de la population de loups en sortie d'hiver 2019 -2020

La mise à jour de la relation entre la CMR et l'EMR permet alors d'affiner l'estimation de l'effectif de loups pour 2020 à partir de l'EMR issu du dernier suivi hivernal 2019-2020 ($EMR_{2019-2020} = 301$). Sous l'hypothèse de linéarité dans la fonction reliant la CMR à l'EMR, l'estimation de la population de loups serait projetée à 701 individus avec un intervalle de prédiction à 95 % de [617-786] (Figure 4 courbe rouge). L'application de ce modèle suppose que la population fonctionne comme avant c'est-à-dire avec les mêmes paramètres démographiques indépendamment du relèvement des niveaux de tirs.

Sous le modèle de régression segmentée, qui d'un point de vue mathématique s'ajuste le mieux au jeu de données mis à jour, **l'effectif de loups est estimé à 577 individus avec un intervalle de prédiction à 95% de [474 - 679]** (Figure 4 courbe bleue).

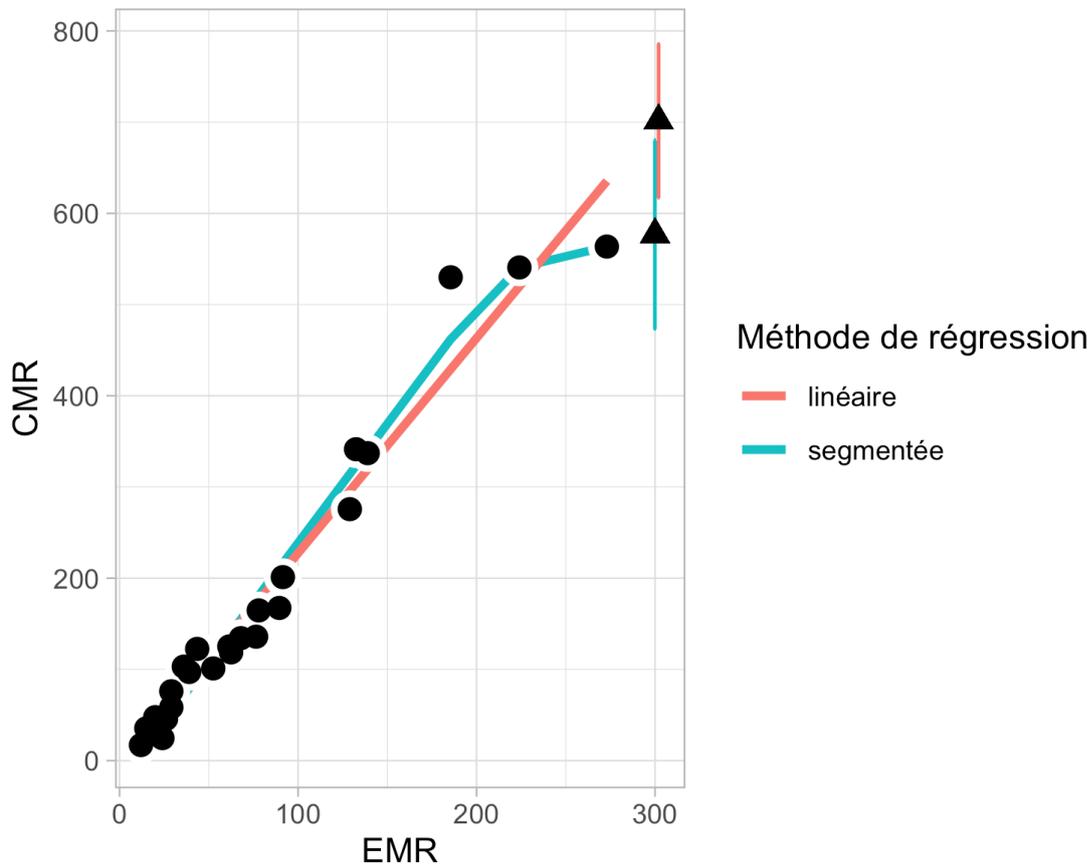


Figure 4 : Estimation des effectifs de loups selon les deux hypothèses de relation entre la CMR et l'EMR. En rouge suivant une régression linéaire. En bleu suivant une régression par morceaux représentant le meilleur ajustement aux données jusque 2018. Les traits verticaux indiquent l'intervalle de confiance à 95 % dans lequel se situent les effectifs estimés.

MISE A JOUR DES MODELES DEMOGRAPHIQUES

Retour sur les modèles existants

Deux modèles populationnels ont été proposés pour décrire l'évolution des effectifs (cf. Exco, Duchamp et al. 2017). Avec les données disponibles au moment de la rédaction de l'expertise (2016), il n'était pas possible de choisir lequel des modèles - à croissance exponentielle ou à croissance freinée - était le plus à même de décrire la situation.

L'intégration des estimations d'effectifs de 2017 et 2018 réalisée dans le cadre de la saisine sur l'effet des tirs avait permis une première mise à jour, en faveur du scénario à croissance exponentielle (cf. OFB, MNHN, 2019³). Sous ce modèle démographique, le taux de croissance moyen de la population en 2018 était de 1,13 (IC 1.07-1.23), plaçant sans ambiguïté la population en état de croissance (bornes du taux de croissance > 1).

³ https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Reponse-%C3%A0-la-saisine-tirs-de-loups-ONCFS-MNHN_20190205.pdf

La mise à jour des effectifs CMR 2018 aujourd'hui disponible autorise de nouveau une mise en concurrence de ces modèles de projection démographique de la population à l'horizon 2030 et permet d'affiner les mesures des paramètres démographiques et leur évolution au fil des ans.

A propos de la viabilité et du seuil des 500 loups

L'expertise collective de 2017 présente une analyse de viabilité qui montre que le seuil de 500 loups n'est pas une donnée fixe, mais une valeur qui dépend entre autres du taux de croissance (« λ ») observé dans la population. En l'occurrence, le seuil minimum de viabilité, définie comme le risque d'extinction de 10% à l'horizon de 100 ans, est de 400 à 500 animaux pour un taux de croissance = 1, c'est à dire correspondant à une population stable (Chapron et al. 2012 pour les détails). Une valeur pluriannuelle du taux de croissance < 1, signifie que la population décroît, en d'autres termes la viabilité démographique de la population n'est plus assurée si ce fonctionnement démographique persistait dans le temps. En application de la réglementation qui protège l'espèce Loup, en particulier la Directive Habitat Faune Flore, il convient de s'assurer que cette valeur demeure > 1 (Epstein, 2017⁴).

Analyse de la viabilité avec l'effectif 2019

Les deux modèles présentés dans l'Exco sont ici remis à jour pour la période 1995-2019 en intégrant l'effectif CMR estimé en sortie d'hiver 2018-2019. Les scénarii présentent donc le devenir de la population sous l'hypothèse d'une croissance exponentielle versus croissance freinée, et pour le cas d'une relation CMR-EMR segmentée, modèle le plus juste statistiquement au regard des données disponibles à ce jour.

Le modèle à croissance démographique exponentielle prédit un panel d'évolutions de la population sans risque de décroissance, avec un intervalle de crédibilité (IC) du taux de multiplication systématiquement au-dessus de 1 [1.08-1.23], c'est à dire une croissance positive.

L'application du modèle **à croissance freinée ouvre un scénario différent** : l'intervalle de crédibilité s'échelonne entre 0.98 et 1.38 et comporte donc **des valeurs inférieures à 1. On passe d'une population en croissance à une population stable du point de vue du taux de croissance** (Figure 5).

Il faut rappeler que ces taux de croissance tiennent compte de prélèvements, tous types confondus, puisque l'estimation annuelle des effectifs repose sur les données de la population en sortie d'hiver, incluant donc toutes les sources de mortalité de l'année précédente. Les dernières valeurs d'estimation CMR de la population étant disponible pour l'hiver 2018/2019, les projections démographiques tiennent compte des prélèvements effectués jusqu'en 2018 (n=51) pour établir le modèle de viabilité, mais ne tiennent pas compte des bilans de prélèvements 2019 (post hivernal) en augmentation conséquente (n=98) ni de ceux de 2020 (n=92/98 au 19/10/2020), Le changement récent du mode de gestion qui, à ce stade, n'est pas encore intégré dans le modèle, incite de surcroît à la vigilance et on ne peut exclure l'hypothèse d'une population qui entrerait en décroissance, c'est-à-dire avec un taux de croissance <1.

A ce jour ces deux modèles de projection de l'avenir de la population à l'horizon 2030 ne peuvent pas être statistiquement départagés, ni par le critère BIC utilisé pour l'Exco, ni à la vue de l'incertitude très grande dès les premières années de projection. Si les prochains points de recensement éclaireront le processus futur, il demeure que le scénario de croissance freinée reste une option très probable attendu la tendance significative du frein dans la relation EMR-CMR mais également corroboré par la mesure des paramètres démographiques de survie à la baisse (cf. ci-dessous).

⁴ <https://conbio.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/conl.12200>

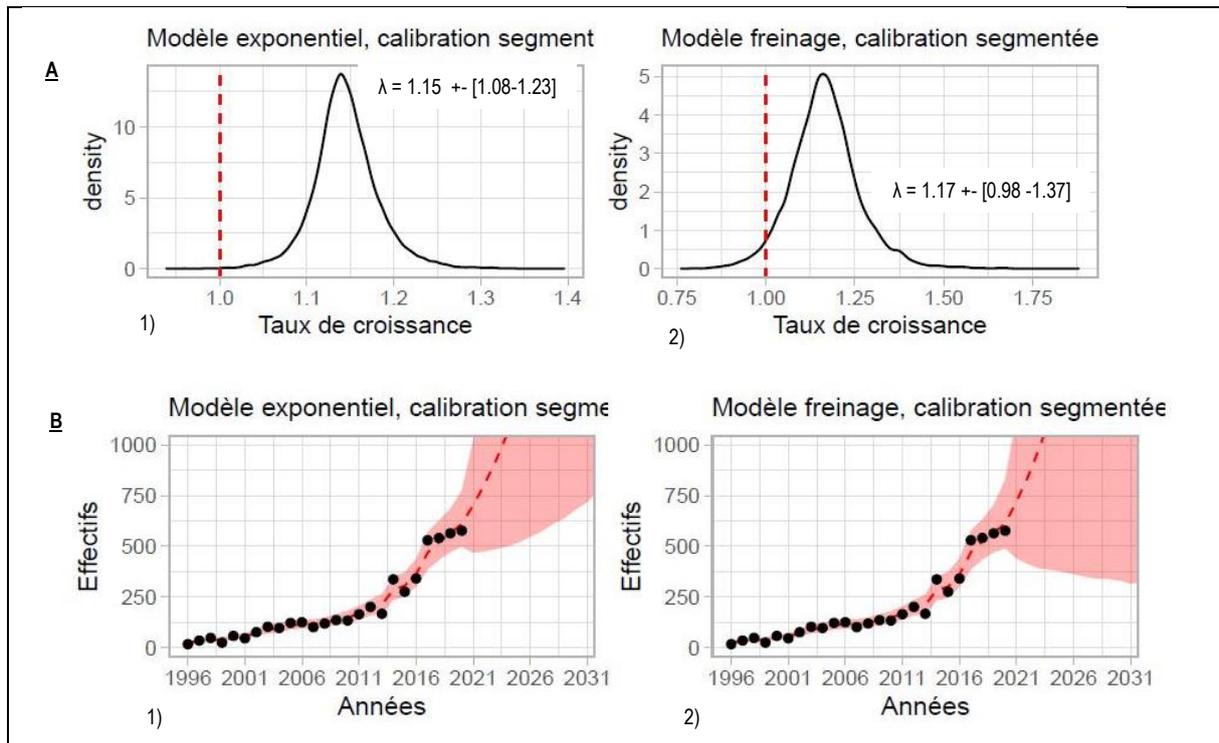


Figure 5A - Modélisation de la croissance de la population de loups à l'horizon 2030, sous 2 scénarii de croissance exponentielle (1) vs freinée (2) avec la mise à jour de la relation CMR/EMR via la régression segmentée.

Figure 5B : Mise à jour 2020 des projections démographiques de la population de loups en France à l'horizon 2030 selon deux scénarii intégrant la relation CMR/EMR mise à jour (régression segmentée). 1) scénario à croissance exponentielle en colonne de gauche ; 2) scénario à croissance freinée en colonne de droite.

Mise à jour des paramètres démographiques : un taux de survie à la baisse

La mise à jour de données génétiques jusqu'en 2019 ouvre la possibilité de recalculer également les taux de survie de l'espèce grâce à l'approche CMR. Après un test de plusieurs modèles concurrents pour tester les effets du temps sur ce paramètre, le meilleur modèle estime un taux de survie significativement à la baisse sur la période post 2014, passant de 74% (IC95 : 68%-78%) à 58% (IC95 : 43%-72%) (Figure 6). Cette baisse est à mettre en relation avec l'évolution de la politique de gestion des dommages par les tirs dont les règles ont évolué à partir de 2013, puis de nouveau en 2018 avec la mise en place d'un plafond indexé sur l'effectif annuel de loups.

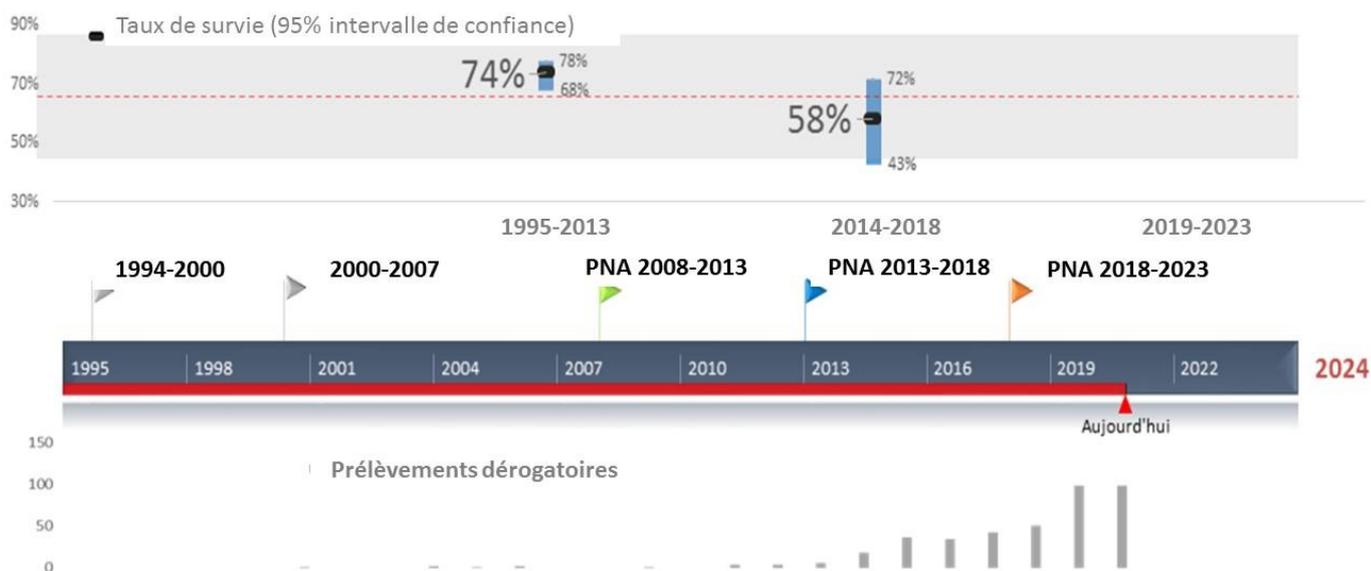


Figure 6 – Evolution de l'estimation du taux de survie de la population de loups pour les périodes 1995-2013 et post 2014. La partie supérieure de la figure précise les taux de survie et leurs intervalles à 95 %. La ligne rouge pointillée représente le seuil moyen de 34 % de mortalité (soit 66 % de survie) avec sa marge d'incertitude en grisée (cf. Expertise collective Loup 2007, Marescot et al, 2012). La partie basse du graphe indique l'évolution des prélèvements dérogatoires mis en œuvre au cours des différents plans nationaux d'action.

Il faut noter que ce taux de survie (et son taux de mortalité associé) est estimé pour toute classe d'âge confondue, les analyses génétiques sur les excréments n'autorisant pas de façon fiable et rétroactive de calculer ce paramètre par classe d'âge. L'expertise collective de 2017 indique qu'au-delà d'un seuil moyen de mortalité de 34 %, le taux de croissance d'une population de loups devient nul et la population décline, les valeurs extrêmes variant entre 13 % de mortalité pour les populations les plus fragiles à 55 % pour les populations les plus résistantes (cf. Expertise collective Loup 2007, Marescot et al, 2012).

Avec un taux de survie de 58% en moyenne, la mortalité en sortie d'hiver est donc estimée à 42 % (1-0.58), qui, toutes sources confondues pour la période 2014-2019 **se situe dans la gamme haute du plafond de mortalité supportable pour maintenir une croissance positive d'une population de loup** (cf. Expertise collective Loup 2007, Marescot et al, 2012⁵).

Le taux de survie post 2019, en regard du relèvement des taux de prélèvements dérogatoires revus à hausse n'est pas calculable en l'état des données disponibles et pourra être mis à jour seulement après complétude des données génétiques de l'année 2020 en cours.

BILAN DEMOGRAPHIQUE 2020 ET PERSPECTIVES POUR LA GESTION DES POPULATIONS EN 2020

L'effort d'analyse consenti pour compléter l'échantillonnage génétique annuel sur l'ensemble de la France a permis d'actualiser à la fois les méthodes de calibration et les modèles démographiques de la population de loups en 2019. Le scénario qui supposerait que la population fonctionne comme avant le renforcement des prélèvements de loups donnerait une projection d'environ 700 loups à l'horizon 2020. Or celui-ci ignore l'augmentation de mortalité, due au relèvement de la politique de tir dérogatoire, ou

⁵ Marescot L, Gimenez O, Duchamp C, Marboutin E, Chapron G (2012) Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecol Model* 232:91–96

supposerait que la population serait capable de compenser la majorité de cette mortalité. Le modèle concurrent d'un changement de projection (calibration par segment) semble pour la première fois d'une meilleure qualité d'ajustement au regard des données observées d'effectifs (CMR). Bien que fragile car dépendant des quelques derniers points de 2016 à 2019, ce constat de changement de dynamique est corroboré par l'estimation de la survie qui passe de 74% à 58 % aux portes du seuil de mortalité moyen de 34 % (avec sa marge d'incertitude variant de 13 à 55 %) supportable par une population au-delà duquel la population entre en décroissance⁶.

Concernant les deux scénarios démographiques à l'horizon 2030, qui restent statistiquement indissociables, il faut surtout noter l'étendue des trajectoires possibles (largeur de la zone rouge ; figure 5B), qui montre bien la limite d'utilisation de ces prédictions pour le gestionnaire, et plaide en faveur d'une approche adaptative, c'est-à-dire par apprentissage. La gestion adaptative permet en effet d'apprendre et de prendre des décisions éclairées en fonction de connaissances imparfaites à l'instant t et régulièrement mises à jour sur l'état des populations mesurées au plus près du terrain.

Plusieurs signaux montrent une dégradation de la dynamique de la population (passage d'une population en croissance à une population stable selon le taux de croissance, baisse de la survie). Ces signaux sont à mettre en regard de la politique de gestion indexée sur les effectifs et constituent une alerte nécessitant une attention particulière dans un cadre adaptatif des règles si l'objectif reste le maintien d'une croissance positive de la population *sensu* la réglementation internationale. Une contribution à l'expansion géographique (pour l'instant une seule meute hors Alpes) ou la possibilité de compensation des effets des tirs restent possible. Dans le cas inverse, la marge de mortalité additionnelle atteint son plafond avec un risque non négligeable de tendance à la baisse démographique si celui-ci était maintenu au long court. La précaution qui s'impose est donc d'inscrire l'évaluation de la population dans une démarche « pas à pas » à courtes échéances, pour compenser la non prévisibilité du système démographique à long terme et anticiper le cas échéant un scénario qui placerait la population en dessous du seuil recommandé par l'Exco.

La gestion de l'espèce par les tirs – si telle était la volonté de l'Etat- doit avant tout reposer sur un objectif de gestion des attaques aux troupeaux et non de contrôle des effectifs. S'il est tentant d'aborder la question en indexant un nombre de loups à prélever sur l'effectif total de la population, cette approche est à éviter car les risques observés pour les troupeaux ne sont pas forcément directement proportionnels aux densités d'animaux, particulièrement sur les espèces territoriales et sociales comme le loup. Ainsi les mécanismes de compensations, ainsi que le caractère territorial et social d'une espèce comme le loup, empêchent toute relation proportionnelle entre le nombre de loups prélevés et le nombre d'attaques. Le système reste plus complexe qu'une simple corrélation, et le nombre d'attaques n'est pas uniquement lié au nombre de loups, mais aussi dépendant d'une multitude de facteurs biologiques, topographiques, ou encore humain.

L'application des tirs de défense sur une politique globale de prévention maintenu et adapté aux besoins territoriaux des pastoralistes est rappelé dans l'avis du conseil scientifique 2019 sur le sujet.

Remerciements

Nous remercions tous les correspondants du réseau Loup/Lynx ayant participé à la collecte des échantillons biologiques sur le territoire français depuis toutes ces années ainsi que le laboratoire Antagene pour la réalisation des analyses génétiques.

⁶ <http://www.patrinat.fr/fr/actualites/publication-de-lexpertise-scientifique-collective-sur-le-loup-en-france-6275>

Références

Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J-M., Lebreton, J-D., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A., Poillot, C., Gimenez, O. (2010) Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology*, 24, 621-626.

Duchamp C, Chapron G, Gimenez O, Robert A, Sarrazin F, Beudels-Jamar R, Le Maho Y, 2017. Expertise collective scientifique sur la viabilité et le devenir de la population de loups en France à long terme sous la coordination ONCFS-MNHN de : Guinot-Ghestem M, Haffner P, Marboutin E, Rousset G, Savoure-Soubelet A, Siblet JP, Trudelle L (par or. alph.) :
http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/mammiferes/carnivores/grands/Expertise_Collective_Loup_07_03_2017.pdf

Duchamp C. et Queney G. 2019. Le suivi génétique des loups en 2018. Bilan de la première année de mise en œuvre du nouveau marché public :
https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/LE-SUIVI-GENETIQUE-DES-LOUPS-EN-2018_201903.pdf

Epstein Y., Lopez-Bao J.V., Chapron G. 2015. A legal-ecological understanding of favorable conservation status for species in Europe. *Conservation letters*. pp. 81- 88 :
<https://doi.org/10.1111/conl.12200>

Lebreton et al. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. 62(1). pp. 67-118

Marescot L, Gimenez O, Duchamp C, Marboutin E, Chapron G (2012) Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecol Model* 232:91-96

ONCFS/MNHN. 2019. Réponse à la saisine tirs de loups. Note technique.
https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Reponse-%C3%A0-la-saisine-tirs-de-loups-ONCFS-MNHN_20190205.pdf