

## Bilan annuel du suivi de la population de loups 2024

### Résumé

L'année de suivi 2024 (1<sup>er</sup> novembre 2023 au 31 octobre 2024) a été marquée par plusieurs évolutions concernant **l'estimation des paramètres démographiques**. Contrairement aux années précédentes - où le suivi s'appuyait principalement sur l'étude locale des Zones de Présence Permanente (ZPP) de l'espèce, puis était complété par les analyses génétiques - **le suivi de la population lupine française repose dorénavant principalement sur l'analyse génétique des indices biologiques collectés sur le terrain**. Ces analyses, couplées à la **méthode CMR**, permettent d'obtenir un **effectif unique** réduisant ainsi les difficultés d'interprétation.

Pour accompagner cette évolution, le suivi hivernal a été renforcé : **mise en place d'un échantillonnage territorialisé, déploiement de kits de prélèvement et augmentation du nombre d'analyses génétiques réalisées**. De plus, **l'étude locale des ZPP est abandonnée sur l'aire de présence historique du loup** (Alpes majoritairement). Le suivi des individus et des groupes sédentarisés se poursuit uniquement sur le front de colonisation.

À l'issue de cette année de prospection, l'ensemble des indices collectés par les correspondants du réseau Loup-lynx a été compilé et analysé afin d'évaluer la situation démographique et spatiale du Loup gris (*Canis lupus*) en France. L'effectif de la population lupine est alors estimé **entre 920 et 1 125 individus (1 013 en moyenne)**. Les estimations de l'effectif des trois dernières années se situent dans la même gamme de valeurs. On observe une **tendance à la stabilisation des effectifs depuis l'année de suivi 2022**, conclusion renforcée par **l'étude des taux de survie**. Les résultats obtenus témoignent de l'efficacité des ajustements apportés à la méthode, on constate en effet un intervalle de confiance nettement réduit, signe d'une **meilleure précision des résultats**.

### Sommaire

Vie du réseau.....	1
Evolution des protocoles de suivi.....	4
Suivi démographique 2023/2024.....	6
Indicateurs démographiques.....	10
Autres indicateurs.....	12
Indices de présence collectés.....	15
Mortalités détectées par le réseau.....	19
Actualités régionales.....	20
Ce qu'il faut retenir.....	23



Copyright Etienne ZEHAR

Loup gris (*Canis lupus*) photographié lors d'une mission de suivi dans le département de la Savoie (73).

Crédit : Etienne ZEHAR / OFB



## VIE DU RÉSEAU

### Le réseau Loup-lynx : une collaboration active entre de multiples acteurs

#### Objectifs du réseau Loup-lynx

Le réseau Loup-lynx est un **réseau participatif multipartenaire** piloté par l'Office français de la biodiversité (OFB). Il voit le jour en 1985, sous le nom de réseau Lynx suite à la demande du ministère de l'Environnement. À sa création, le réseau a pour but de suivre la population de félins dans l'hexagone. Quelques années plus tard, le réseau Loup est créé suite au retour naturel de l'espèce sur le territoire. Les deux entités fusionneront ensuite pour former le réseau que l'on connaît actuellement. Ainsi, depuis 40 ans, des correspondants bénévoles et professionnels sont formés à la **collecte d'indices de présence du loup et du lynx** dans le but d'obtenir des informations fiables et robustes et d'évaluer l'état de conservation de ces deux espèces protégées. Le réseau **éclaire les politiques publiques en terme de gestion et de conservation** du Loup gris (*Canis lupus*) et du Lynx boréal (*Lynx lynx*).

#### Une coordination et une animation assurées par l'OFB

La **coordination du réseau est assurée au niveau national** par l'OFB. L'ensemble de l'équipe du réseau Loup-lynx se réunit régulièrement afin d'échanger sur les missions en cours et à venir. L'**animation se décline ensuite au niveau régional**, les 15 animateurs régionaux de l'OFB assurent à la fois la **formation**, l'**accompagnement technique** et la **restitution des résultats** auprès des correspondants. Ils se chargent également des formations et expertises concernant les constats de dommage, de la participation aux comités départementaux, ainsi que de missions variées au sein de leurs directions respectives.



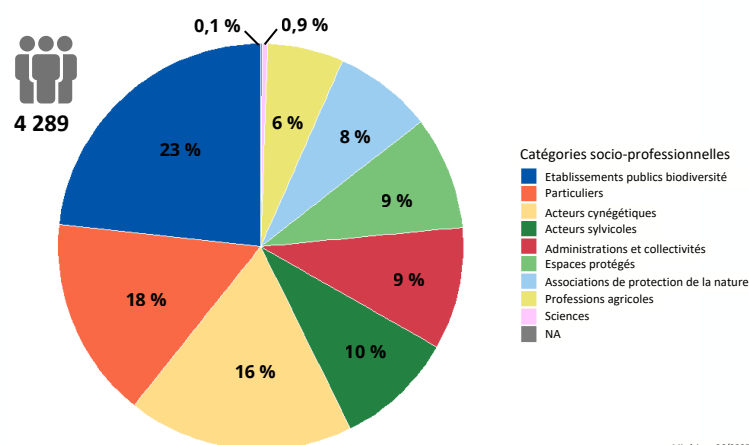
Animateurs régionaux, membres du réseau Loup-lynx et collaborateurs. Entremont-Le Vieux, Savoie (avril 2024).

Credit : Florie BAZIREAU / OFB

#### Une neutralité et une efficacité garanties par une mixité des correspondants

Bien que le réseau soit piloté par l'OFB, il se caractérise par sa **nature multi partenariale**. La collaboration des différents acteurs de terrain permet de suivre de manière optimale les populations de loups et de lynx, dans le temps et dans l'espace. En effet, un chasseur ne prospecte pas forcément les mêmes territoires ni à la même période qu'un éleveur ou un agent de l'Etat. Cette mixité vise à optimiser la surveillance des territoires quant à la détection d'indices de présence de loup. De plus, cette pluralité permet d'assurer une **neutralité** au sein du réseau.

Répartition des correspondants actifs par catégorie socio-professionnelle



Mis à jour 06/2025

**Figure 1** : Composition du réseau Loup-lynx fin 2024. Chaque secteur du graphique représente une catégorie socio-professionnelle distincte.

En 2024, sur plus de 5 000 correspondants formés, on compte **4 289 personnes actives**. Un correspondant est considéré comme actif à partir du moment où ce dernier n'a pas déclaré avoir quitté le réseau. Parmi ces correspondants, la majorité provient de l'OFB (23 %). On retrouve ensuite 18 % de **particuliers** et 16 % d'**acteurs cynégétiques** (chasseurs, agents des fédérations de chasse ; Figure 1).

Part importante du réseau, les particuliers regroupent des personnes provenant d'horizons variés et consacrant une partie de leur temps personnel au suivi des deux carnivores. Certains, comme la centaine d'**accompagnateurs en montagne** que l'on compte, sont de part leur profession, amenés à passer de nombreuses heures sur le terrain. D'autres, **retraités** (environ une soixantaine), consacrent une partie de leur nouveau temps libre à alimenter le réseau. Enfin, de nombreux bénévoles proviennent de secteurs professionnels diversifiés : banquiers, facteurs, enseignants, ou encore photographes.



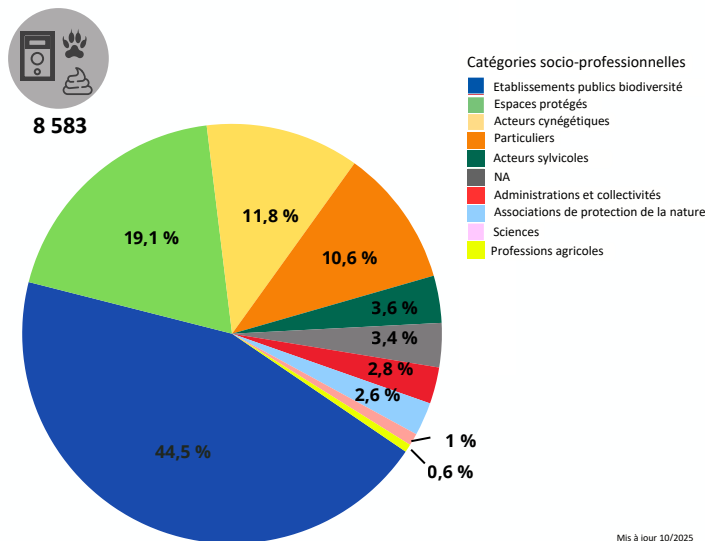
## Une contribution variable suivant les secteurs d'activités

Sur l'année de suivi 2024, **987 personnes ont contribué à la collecte d'indices**, soit environ ¼ des correspondants déclarés comme actifs au sein du réseau.

Sur l'ensemble des correspondants, les **agents de l'OFB et des espaces protégés** (parcs nationaux et régionaux, réserves...) sont les principaux collecteurs d'indices. Ils couvrent respectivement **44,5 %** et **19,1 %** des indices rapportés au réseau. Ces résultats s'expliquent par le fait que la collecte d'indices fait partie intégrante des missions des agents. On observe également une forte implication des acteurs cynégétiques (11,8 %) et des particuliers (10,6 % ; Figure 2). Ces derniers sont principalement actifs dans les zones de présence historique de l'espèce (régions PACA et AURA). En effet, **la cinétique de collecte est différente entre le front de colonisation et la zone historique**. Les correspondants en front de colonisation sont majoritairement représentés par des agents de l'OFB. Les agents étant formés en priorité, ils sont plus nombreux et contribuent donc plus à la collecte d'indices que les autres catégories socio-professionnelles sur ces territoires nouvellement recolonisés.

Au contraire, les contributeurs des territoires alpins et provençaux proviennent d'horizons plus variés.

Proportion d'indices collectés par catégorie socio-professionnelle pour l'année de suivi 2024 (01/11/2023 au 31/10/2024)



**Figure 2 :** Contributeurs à la collecte d'indices pour l'année de suivi 2024. Chaque secteur du graphique représente la proportion d'indices collectés par catégorie socio-professionnelle distincte.

## Formations : 302 nouveaux correspondants rejoignent le réseau au cours de l'année

En 2024, 13 formations ont été dispensées par les animateurs du réseau Loup-lynx dans 10 régions. **302** nouveaux correspondants ont ainsi été formés (Figure 3).

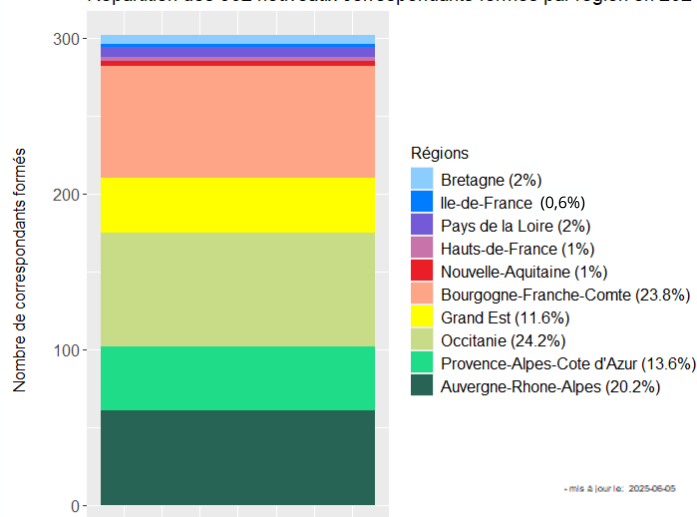
**Afin d'accompagner l'expansion géographique du loup, les formations se sont principalement déroulées en front de colonisation.** Plus de la moitié des correspondants (66 %, N = 200) formés en 2024 se concentre sur ces territoires. C'est plus particulièrement en Occitanie (N = 73) et en Bourgogne-Franche-Comté (N = 72) que l'on compte le plus grand nombre de nouveaux correspondants. Une activité lupine évolutive dans ces régions, nécessite de former un nombre important de personnes de manière à suivre au mieux la dispersion de cette espèce discrète dans le Sud-Ouest ainsi que dans le Nord-Est du pays.

Dans **les régions de présence historique** du loup, les formations se poursuivent avec 41 personnes formées en PACA et 61 en AURA. Dans ces territoires, où les enjeux sont différents, on cherche à **maintenir l'effort de prospection** en formant de nouveaux correspondants. Cela permet de renouveler ou compléter les équipes sur le terrain. En effet, sur ces zones où le nombre de meutes est le plus élevé (voir dernières estimations, [Loup flash Info n°19](#)), le nombre d'indices de présence à collecter est plus important (voir [Mise en place du plan d'échantillonnage](#)) et nécessite donc que de nouvelles personnes soient formées et disponibles pour se rendre sur ces territoires à prospecter.



302

Répartition des 302 nouveaux correspondants formés par région en 2024



**Figure 3 :** Répartition des 302 nouveaux correspondants formés par région au cours de l'année 2024. Les correspondants du réseau couvrent l'intégralité du territoire continental.

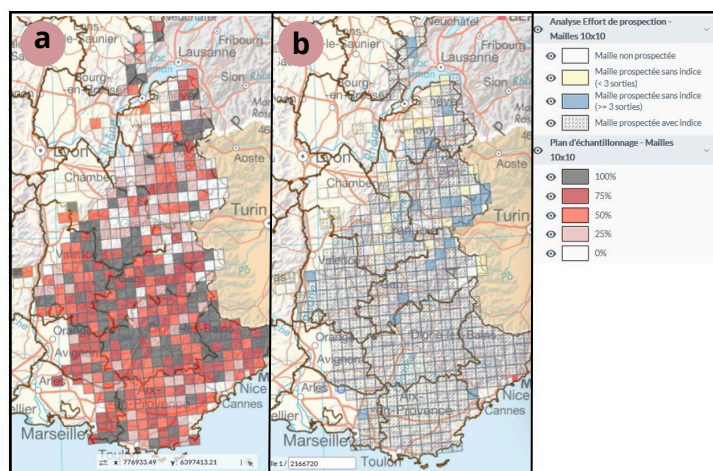
## Outil du réseau : évolutions de la Base d'Indices Loup Lynx (BILL)

Depuis 2021, la **Base d'Indices Loup Lynx (BILL)** est la base de données du réseau. Elle rassemble l'ensemble des indices de présences collectés par les correspondants. Celle-ci est alimentée soit par les correspondants directement, qui y ont accès après leur formation (lorsque les accès sont ouverts), soit par les animateurs régionaux. L'ensemble des indices collectés est représenté sur une carte interactive où chaque correspondant peut visualiser ses indices. Les animateurs régionaux peuvent exporter l'ensemble des données saisies pour les analyser et produire divers documents (comités départementaux, bilans techniques...).

Cet outil est en constante évolution afin de répondre aux besoins des différents utilisateurs. Entre 2023 et 2024, différentes modifications ont été apportées à la BILL :

- **Visualisation du suivi hivernal** : le plan de suivi hivernal a été intégré dans la BILL pour l'hiver 2024/2025. Le nouveau système permet de visualiser, en temps réel, l'avancement du suivi hivernal : indices biologiques récoltés et sorties de prospections réalisées (Figure 4).
- **Enregistrement des sorties de prospection** : dans le cadre du suivi hivernal, il est désormais possible de saisir les sorties de prospection dédiées (Figure 4).
- **Saisie de plusieurs images** : le module média a évolué pour accepter plusieurs médias par indice de présence.

- **Requêtes "Mes Indices" et Requêtes "Des Indices"** : la requête "Mes Indices" permet à un utilisateur de retrouver l'ensemble des indices qu'il a saisi dans le système. La requête "Des Indices" permet de retrouver l'ensemble des indices du réseau ; pour des raisons de protection de l'espèce, la position de l'indice n'est disponible qu'au centroïde de la commune.
- **Autres modifications** : mise en place d'une charte du réseau, mentions CNIL, filtres globaux sur la cartographie (espèces, dates), ajout du mode de collecte des indices biologiques.



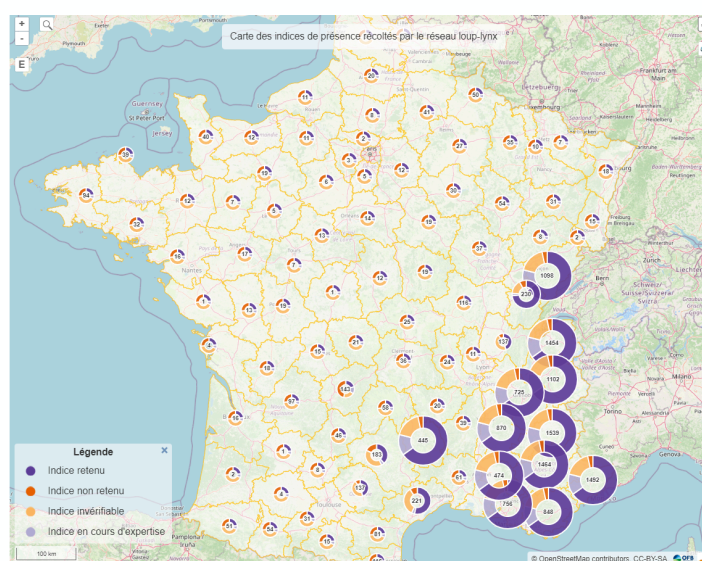
**Figure 4 :** Visualisation de l'avancée du plan d'échantillonnage, de l'effort de prospection et légendes dans la base de données BILL du réseau Loup-lynx. Les mailles se colorent suivant le nombre d'indices biologiques récoltés (a), les sorties de prospection effectuées (b). Le réseau peut ainsi adapter sa collecte en temps réel.

## Mise à disposition des données du réseau

Pour répondre à une demande de transparence, le réseau Loup-lynx a rendu ses données accessibles au plus grand nombre en publiant la [carte des indices de présence du réseau Loup-lynx](https://www.loupfrance.fr) sur le site Loup france ([www.loupfrance.fr](https://www.loupfrance.fr)).

Cette carte présente les différents indices collectés par le réseau depuis 2013 (Figure 5). Dans un souci de préservation de l'espèce et de confidentialité des données, les coordonnées géographiques des indices ont été floutés au centroïde de la commune. De plus, une carence d'environ un mois est appliquée entre la récolte de l'indice sur le terrain et la publication des résultats sur cet outil.

Compte tenu de cette nouvelle communication dynamique, le **listing des indices habituellement publié en fin de document est remplacé par cet accès libre aux données.**



**Figure 5 :** Carte des indices de présence du réseau Loup-lynx.



## EVOLUTION DES PROTOCOLES DE SUIVI

### Affiner les méthodes pour tenir compte de l'évolution de la population

Les populations animales évoluent dans le temps et l'espace selon leur propre dynamique. Afin d'évaluer l'état de santé d'une population il est donc nécessaire de se baser sur des **périodes d'étude relativement longues** (au moins trois années sont nécessaires pour espérer pouvoir détecter une tendance). Il faut également **affiner les méthodes utilisées au fur et à mesure de l'évolution des effectifs et de leur distribution**. En effet, on ne suivra pas de la même manière quelques animaux isolés dans un périmètre restreint, qu'une population de plusieurs centaines d'individus dispersés sur plusieurs milliers de kilomètres carrés.

Dans le cas du suivi du loup, **la méthode de suivi de la population a été adaptée à plusieurs reprises** (voir encadré "[Pour aller plus loin](#)"). Ces ajustements concernent à la fois les protocoles de collecte d'indices sur le terrain, les technologies d'analyse des données, ainsi que les modèles statistiques utilisés. En effet, la situation de la population de loups en France évolue (effectifs, aire de présence) nécessitant un ajustement des programmes de suivi. Après le retour naturel de l'espèce au début des années 1990, les quelques individus localisés dans le parc du Mercantour étaient suivis quotidiennement par des agents qui passaient de nombreuses heures sur le terrain. Aujourd'hui, avec environ un millier d'individus, répartis sur plus de 50 départements il est impossible d'appliquer des protocoles similaires car l'effort de terrain serait trop important.

Depuis 2008 et jusqu'en 2023, le suivi des effectifs s'effectuait en deux étapes : un **effectif provisoire** (ou *pseudo-CMR*) était d'abord produit au printemps, suivi d'un **effectif consolidé**, issu de la méthode *Capture-Marquage-Recapture* (CMR), livré l'année suivante.

L'**effectif provisoire**, ou **pseudo-CMR**, était utilisé pour calculer le nombre maximum de loup pouvant être prélevés au cours de l'année. Il devait donc être disponible rapidement à l'issue du suivi hivernal, pour être généralement publié à la fin du printemps (période correspondant à la montée en estive des troupeaux).

Ce chiffre était estimé à partir de l'**Effectif Minimum Retenu (EMR)**, c'est-à-dire le nombre minimum de loups estimé sur le territoire à la fin de l'hiver. Cet EMR "total" était calculé en additionnant l'EMR de chaque **ZPP** (territoires sur lesquels la présence d'au moins un loup est avérée depuis au moins deux hivers consécutifs).

Pour cela, chaque **ZPP** faisait l'objet d'un suivi durant l'hiver. En remontant les pistes laissées par les loups ou grâce au suivi par pièges photographiques, les membres du réseau collectaient différents types d'indices de présence (avec un maximum de 15 indices par ZPP).

Cette période hivernale (de début novembre à fin mars) est propice au suivi de l'espèce car la cohésion au sein des meutes y est maximale, facilitant la détection des groupes au complet. De plus, les effectifs sont stables car on se situe en dehors de la période des naissances et de la période de tirs réglementaires. Parmi les indices relevés, certains comme les **traces** ou les **observations visuelles**, sont exploitables juste après la validation des animateurs. On se servait donc de ces indices pour **calculer l'EMR de chaque ZPP**.

On appliquait ensuite une **correction mathématique à l'EMR total**, permettant de considérer la probabilité de non-détection des animaux pendant le suivi hivernal. On obtenait alors l'**effectif provisoire**.

Dans un second temps, on produisait l'**effectif consolidé**, fondé sur l'**analyse des indices biologiques** (fèces, poils, urines, sang, dépouilles) **recueillis durant l'hiver**. Ces analyses nous permettaient d'identifier génétiquement les individus et de déterminer leur éventuelle recapture génétique (lorsqu'un même individu est détecté plusieurs fois). Toutefois, le loup étant une espèce discrète et occupant de vastes territoires, il est impossible de recueillir la totalité des indices laissés sur le terrain. **Le nombre d'individus détectés au cours de l'hiver ne correspond pas à l'ensemble des individus présents**.

Pour **corriger ce biais de détection**, on utilise un modèle statistique de type **Capture-Marquage-Recapture (CMR)**. Ce modèle permet d'estimer, chaque année, la probabilité de non-détection des individus, c'est à dire la part des individus existants mais non détectés. Cela permet de produire un effectif plus représentatif de la réalité biologique (Gimenez, 2021). En raison des délais nécessaires au rapatriement, à l'analyse des échantillons génétiques et aux analyses statistiques, cette estimation n'était généralement disponible qu'au début de l'année suivante.

Suite à l'**expansion de l'aire de présence de la population** et à l'**évolution des effectifs de loups**, l'**incertitude statistique autour des estimations des effectifs était de plus en plus importante**. De plus, les différentes valeurs calculées lors de ces estimations rendaient la communication autour des effectifs particulièrement complexe, générant un **réel problème de perception des différentes composantes auprès d'un public non spécialiste**.

C'est principalement pour ces deux raisons que l'OFB et le CNRS ont proposé l'[adaptation du protocole de suivi](#). L'objectif étant d'aboutir à une **méthode robuste et intelligible** (production d'un effectif unique pour une meilleure compréhension) mais aussi de **réduire les délais de production de l'estimation CMR** (dorénavant produit en fin d'année).

# Pour aller plus loin : évolution des méthodes de prospection et d'analyse

## MÉTHODES DE PROSPECTION

### 1993-1997 - prémices du suivi

*Suivi des premiers individus dans le parc du Mercantour.*

- **Suivi quotidien des individus** : primo-caractérisation des meutes, estimation du nombre minimal d'individus chaque hiver.
- **Collecte des indices de présence opportuniste.**

### 2002 - suivi des ZPP et estimation EMR

*Recolonisation de nouveaux territoires (environ 10 ZPP localisées en juillet 2002).*

- **Caractérisation et suivi des ZPP** : suivi en hiver (taille des groupes) et en été (reproductions).
- **Estimation de l'Effectif Minimum Retenu (EMR) au sein des ZPP et calcul de l'EMR total.**

### 2003 - suivi des reproductions par hurlements provoqués

*Recensement des reproductions via détection des jeunes de l'année.*

- **Phase de test** : jusqu'à 2007.
- **Mise en place systématique sur chaque ZPP.**

### 2008 - ajustement des protocoles de suivi

- **Suivi hivernal** : collecte d'indices biologiques sur des transects définis au sein des ZPP et prospectés quatre à cinq fois par hiver.
- **Suivi estival** : hurlements provoqués en été.
- **Estimation des effectifs en deux étapes** : effectif provisoire (*pseudo-CMR* calculé sur base de l'EMR) et consolidé (CMR).

### 2013 - ajustement des protocoles de suivi

*ZPP trop nombreuses pour suivre précisément chaque sortie et prospection par transect.*

- **Passage d'un suivi systématique à un suivi opportuniste** : mise en place de prospection hivernale opportuniste au sein des ZPP par groupe avec un pilote local et suivi estival si besoin identifié.

### 2023 - mise à jour des estimations démographiques et ajustement des protocoles de suivi

- **Suppression du suivi des ZPP en zone historique** : meutes devenues indissociables en zone historique sur certains départements.
- **Renforcement suivi hivernal** : mise en place du plan d'échantillonnage (pression de collecte différente selon la présence de reproduction ou non au sein des mailles).
- **Une seule estimation de l'effectif** : suppression de l'effectif provisoire et maintien uniquement de l'effectif consolidé (CMR).

## MÉTHODES D'ANALYSE ET GÉNÉTIQUE

### 1993-1997 - premières analyses génétiques

- Analyse de l'ADN mitochondrial : **espèce + lignée**

### 1997-2000 - individualisation des résultats

- Développement de 6 marqueurs microsatellites par le laboratoire LECA : ensemble de séquences ADN utilisées afin de comparer des échantillons à un référentiel.
- Analyse de l'ADN nucléaire : **génotype + sexe + hybridation.**

### 2003 - première estimation des effectifs via CMR

*Besoin d'estimer le nombre de loups non-détectés lors des prospections.*

- Premières estimations des effectifs via **modèle CMR** (pour la période de 1995 à 2001).
- Thèse et publication : [Valière, 2002](#) ; [Valière et al., 2003](#).

### 2010 - développement du modèle CMR adapté à l'espèce

*Espèce discrète difficilement détectable qui nécessite d'adapter le modèle.*

- Développement du modèle CMR en prenant en compte l'hétérogénéité de détection des individus.
- Publication : [Cubaynes et al., 2010](#).

### 2013 - amélioration de la résolution des analyses

- Développement de 10 nouveaux marqueurs microsatellites par le Groupe Loup Alpin.

### 2015 - refonte de la méthode génétique

- **Séquençage nouvelle génération** permettant de réduire les sources d'erreur de génotypage : jusqu'à fin 2016.

### 2017 - amélioration de la résolution des analyses

- Nouveau marché avec le laboratoire ANTAGENE : 22 marqueurs microsatellites et analyse systématique du taux d'hybridation.

### 2017 - mise à jour du modèle CMR

- **Mise à jour du modèle CMR** (sur la base des résultats génétiques obtenus sur la période 1995 - 2013) **et de la relation de calibrage EMR/CMR.**
- Publication : [Duchamp et al., 2017](#).

### 2020 - mise à jour du modèle CMR

- **Mise à jour du modèle CMR** (sur la base des résultats génétiques obtenus sur la période 2015 - 2018) **et de la relation de calibrage EMR/CMR.**
- Publication : [Drouet-Hoguet et al., 2020](#).

### 2023 - mise à jour du modèle et augmentation des volumes analysables

- **Mise à jour du modèle CMR** : prise en compte de la position géographique des indices biologiques collectés.
- **Augmentation des volumes d'analyses (+80 % environ)** : 2 520 / an sur 4 sessions (1 890 réservées au suivi hivernal).

Augmentation démographique et expansion géographique de la population lupine



## SUIVI DÉMOGRAPHIQUE 2023/2024

### Un effectif CMR unique qui implique d'autres évolutions

À compter de 2024, **seul l'effectif consolidé (CMR) de la population lupine est produit**. Suite à ce changement, certaines évolutions au sein du protocole ont vu le jour. On compte notamment trois éléments majeurs :

- **L'augmentation du volume d'analyses génétiques à traiter et l'ajustement du calendrier des analyses ;**
- **La conception et la mise en œuvre d'un plan d'échantillonnage** afin de standardiser les collectes d'échantillons biologiques ;
- **La mise en place de kits de prélèvement par écouvillonnage** pour alléger et faciliter le travail de terrain.

Ces adaptations visent à **améliorer la détection des individus afin d'accroître la résolution du suivi génétique et d'améliorer la précision de l'estimation de l'effectif**.

Cette estimation unique permet d'assurer le suivi de la population et la définition du plafond de tirs dérogatoires conformément aux textes en vigueur.

En parallèle du suivi hivernal selon le maillage, **le suivi opportuniste se poursuit sur le front de colonisation**. Il permet notamment de suivre l'évolution de l'aire de présence détectée de l'espèce (derniers résultats disponibles dans le [Loup Flash Info n°21](#)) .

### Augmentation des volumes d'analyses génétiques

Afin d'absorber le volume d'indices biologiques collectés après mise en place du maillage, **quatre sessions d'analyses** ont été souscrites avec le laboratoire ANTAGENE dont **trois sessions sont spécifiquement dédiées aux indices biologiques collectés durant le suivi hivernal**. Avec environ **630 échantillons par session**, un total de **2 520 échantillons peut ainsi être traité à l'issue de l'année de suivi** dont **1 890 issus du suivi hivernal**.

La dernière session permet d'analyser les indices biologiques collectés lors du suivi estival en front de colonisation ainsi que les dépouilles.

En comparaison, on comptait en moyenne 1 400 analyses génétiques par an pour les dernières années, soit une **augmentation d'environ 80 % du volume d'analyses annuel**.

### Mise en place du plan d'échantillonnage

Le renforcement du suivi hivernal (1<sup>er</sup> novembre 2023 au 31 mars 2024) s'illustre notamment par la **mise en place d'un plan d'échantillonnage**.

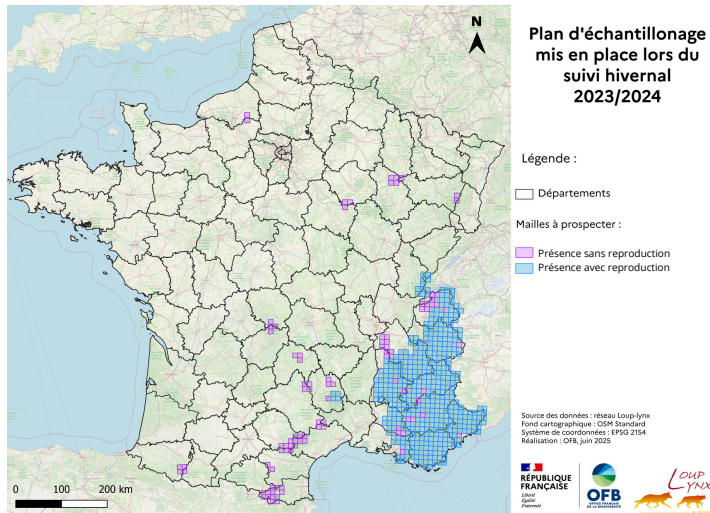
Comme expliqué précédemment, le modèle mathématique utilisé (Capture-Marquage-Recapture) se base sur les résultats génétiques des indices biologiques collectés. Ce modèle est particulièrement sensible aux **hétérogénéités de détection**. C'est-à-dire, le fait qu'un individu n'ait pas la même probabilité d'être détecté par un correspondant lors de la campagne de suivi. Cette hétérogénéité peut provenir de différents facteurs parfois cumulables. Elle peut être **individuelle**, donc inhérente à l'individu lui-même : selon son âge, ses déplacements, ou encore son statut de dominance, un animal laissera plus ou moins d'indices de présence derrière lui. Par exemple, un jeune mâle en dispersion laissera des indices plus épars et moins nombreux qu'un mâle installé sur son territoire avec sa meute, qui marquera en plus grande quantité sur un périmètre délimité (fèces notamment). Cette différence de détection peut aussi être **spatiale** car certains territoires sont plus ou moins prospectés par les correspondants (disponibilité des correspondants, accès au terrain, conditions météorologiques).

Cette sensibilité devient problématique dès lors que l'hypothèse théorique sur laquelle fonctionne ce modèle est que l'on puisse

découvrir un indice de présence de chaque individu présent sur l'aire prospectée. Sous-entendu, si aucun indice n'était trouvé sur une zone prospectée alors il n'y aurait pas de loups, ce qui est potentiellement faux. En pratique, nous savons qu'il est illusoire d'espérer détecter chaque animal de la population au cours de la période annuelle de suivi.

Le modèle s'attache à compenser la détection partielle des individus. Néanmoins, pour compenser au mieux cette sensibilité, il est primordial d'adapter la stratégie de prospection afin d'**homogénéiser l'effort de recherche dans le temps et dans l'espace suivant les spécificités du terrain à prospecter**.

Pour cela, **un plan d'échantillonnage spatialisé à une maille de 100km<sup>2</sup> (soit 10km x 10km)** a été réalisé pour optimiser la collecte d'indices sur le terrain (Figure 6, page suivante). Suivant la nature de la maille (présence de meute ou non), un nombre d'indice à collecter est défini au regard des capacités d'analyses. Pour cette année de suivi, **six à huit indices sont attendus dans les mailles à haut effort de prospection (meutes), contre un à deux pour les mailles à faible effort de prospection (non-meutes)**.



**Figure 6 :** Plan d'échantillonnage mis en place lors du suivi hivernal 2023/2024. Le plan d'échantillonnage compte 566 mailles à prospecter dont 463 mailles meute (en bleu) et 103 mailles non-meutes (en rose).

Cette méthode de prospection est **particulièrement adaptée pour intégrer les nouveaux territoires où la présence de l'espèce est détectée**. En procédant de la sorte, on distribue l'effort de prospection dans l'espace en adéquation avec la réalité du terrain.

## Indices biologiques analysés au cours de l'hiver (01/11/2023 au 31/03/2024)

Environ 85,4 % (N = 1 964) du nombre total d'échantillons biologiques, hors dépouilles, collectés sur l'hiver 2023/2024 (N = 2 299) a été analysé génétiquement.

L'augmentation des volumes d'indices collectés et analysés a permis d'augmenter la probabilité de détection des individus. Après filtrage des espèces non-cible, et des échantillons trop dégradés (indice qualité <0.5), **48,5 % (N = 921) des indices biologiques sont confirmés comme appartenant à du loup avec une identification individuelle exploitable** (indice qualité ≥ 0,5).

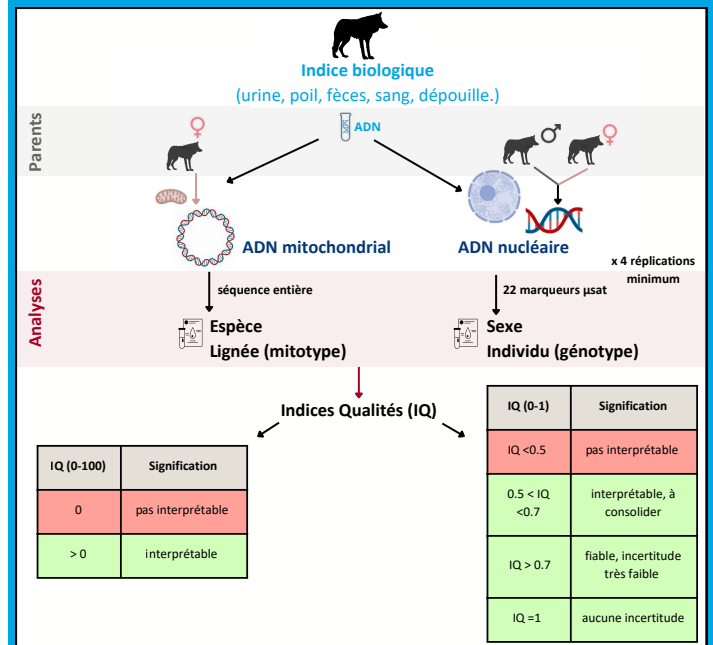
Ainsi ce sont **576 individus différents qui ont été détectés** lors du suivi hivernal (01/11/2023 au 31/03/2024). Certains sont détectés plusieurs fois, mais **la plupart des individus ne sont capturés génétiquement qu'une seule fois** (60,2 % pour l'année de suivi 2024 ; Milleret *et al.* 2025).

Cette identification individuelle permet d'alimenter le modèle CMR, notamment en **estimant la probabilité de détection des individus**, indispensable pour estimer les indicateurs démographiques tels que les effectifs et les taux de survie. De plus, elle permet de suivre le devenir de l'animal dans le temps et l'espace au grés des différentes recaptures génétiques. Cela est particulièrement intéressant quand on souhaite **étudier les mouvements de dispersions**.

À titre d'exemple, il n'est pas demandé aux correspondants de collecter huit indices dans une maille non-meute, isolée, en front de colonisation, où l'on estime qu'un voire deux individus sont présents. Il n'y a aucune plus-value à récolter huit fois le même ADN pour le modèle CMR. En revanche, dans une maille meute qui peut être occupée par plusieurs individus, on a tout intérêt à collecter plus d'indices pour espérer détecter une grande partie, voire l'intégralité des animaux qui fréquentent la maille.

Afin d'optimiser la prospection au sein des mailles, il est important de répartir la collecte d'indices au sein de ces dernières. Sur les 100km<sup>2</sup>, on évitera de prélever tous les indices sur un même site, l'objectif étant de détecter le maximum d'individus présents sur chaque maille. Pour cela il est important de **coordonner les sorties entre contributeurs** et d'**analyser les possibilités de parcours au sein de ces mailles**, l'objectif n'étant pas de prospecter l'intégralité de la maille mais de viser les places d'intérêt (bordures des pistes, carrefour, talus...) à l'aide des connaissances du terrain.

## Rappel : analyses génétiques



**Figure 7 :** méthode des analyses génétiques effectuées dans le cadre du suivi de la population lupine française. Deux sources d'ADN différentes sont utilisées afin d'obtenir différents types d'informations (espèce, lignée, génotype, sexe, ) et de nous permettre d'avoir le profil génétique le plus complet possible pour chaque échantillon.

Pour plus d'informations sur les méthodes d'analyses génétique : [Loup flash info n°20](#).



## Déploiement de kits de prélèvements pour la récolte des indices biologiques

### Des prélèvements génétiques simplifiés

L'OFB a mis en place différents tests en 2023 afin d'**améliorer la méthode de prélèvement génétique sur le terrain**. Trois types d'écouvillons ont été testés sur fèces pour : la qualité de l'identification de l'espèce et de la lignée, la qualité et l'homogénéité des génotypes, ainsi que la possibilité d'étudier le régime alimentaire sur ce type de prélèvements.

À l'issue de ces tests, un **kit de prélèvement par écouvillon de type frottis** a été développé et déployé au sein du réseau Loup-lynx pour l'année de suivi 2024 (Figure 9). L'utilisation de ce kit, **pour le moment dédié au prélèvement d'indices biologiques de type fèces**, présente différents bénéfices.

Tout d'abord, ces kits présentent un **avantage logistique indéniable** pour le transport, le stockage et le conditionnement des échantillons. En effet, le tube fermé contenant l'écouvillon et l'alcool est **plus léger et moins encombrant** que les fèces prélevées dans leurs intégralité et placées dans un simple sac congélation. De plus, le prélèvement par écouvillon ne **nécessite pas d'étape intermédiaire de conditionnement**. Cette étape réalisée par les animateurs consiste à préparer l'échantillon avant son envoi au laboratoire d'analyse ANTAGENE. Lorsque la déjection était prélevée dans son intégralité, celle-ci était conditionnée en pilulier (Figure 8). La crotte était sortie de son sac puis analysée visuellement. Si les critères d'identification convergeaient vers un excrément de loup, alors une petite partie était prélevée à l'aide d'instruments stériles et stockée dans un tube rempli d'alcool à 96°. Les tubes étaient ensuite référencés et envoyés au laboratoire. Dorénavant, même si le correspondant collecte la crotte dans son intégralité, l'indice est écouvillonné par l'animateur après décongélation.



**Figure 8 :** Préparation des fèces en laboratoire. Cette étape particulièrement chronophage mobilisait chaque année plusieurs agents généralement sur une journée complète.

**Crédit :** Fabien MARQUES / OFB

**En diminuant la manipulation des échantillons on améliore la biosécurité.** Bien que les échantillons soient manipulés avec des gants et/ou un masque, le risque de contamination par des agents infectieux n'est pas à négliger. En utilisant un écouvillon, le contact direct avec les excréments est limité.

En utilisant ces kits on diminue également la probabilité de contaminer les échantillons lors des étapes de préparation. Si l'écouvillon est utilisé correctement : tenu à son extrémité, éloigné des muqueuses, cassé dans l'alcool juste après le frottis, il y a très peu de risque d'exposition à un ADN extérieur comme celui du manipulateur.



**Figure 9 :** Prélèvement sur fèces effectué grâce au kit écouvillon. Les kits contiennent également un formulaire permettant de relever tous les éléments relatifs à l'échantillonnage de la fèces. Ces informations sont ensuite reportées par le correspondant dans la BILL après la sortie de prospection.

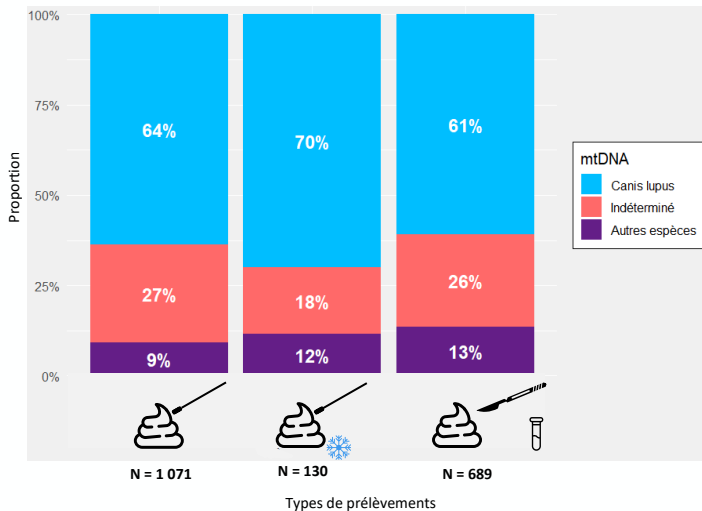
**Crédit :** Fabien MARQUES / OFB

### De premiers résultats probants

**Les résultats génétiques obtenus lors du suivi 2024 ont été comparés suivant la méthode de prélèvement utilisée : classique** (prélèvement d'un morceau de fèces et mise sous pilulier) **et kit écouvillon** (frottis sur la fèces). Pour les prélèvements réalisés avec les écouvillons, deux modalités distinctes ont également été comparées : sur fèces fraîches et fèces congelées. La qualité des résultats génétiques a été analysée pour l'ADN mitochondrial (qui nous permet de connaître l'espèce et la lignée des individus) et l'ADN nucléaire (qui nous renseigne sur le sexe et le génotype de l'animal). **L'enjeux étant de mesurer si l'utilisation des écouvillons engendre un taux d'espèces non-cibles analysées plus important et/ou une perte de qualité dans le génotypage.** En effet, l'utilisation d'écouvillon permet d'éviter la phase de conditionnement des échantillons. Cependant, c'est lors de cette étape que les animateurs peuvent écarter une déjection, sur la base d'une analyse visuelle. Si les critères d'identification (diamètre, longueur, couleur, contenu...) ne correspondent pas à ceux du loup alors l'indice est classé non retenu et n'est pas envoyé au laboratoire. Dans le cas où le correspondant écouvillonne sur le terrain, cette expertise visuelle n'est plus possible, on risque donc d'analyser plus d'espèces non-cibles comme du Renard roux (*Vulpes vulpes*) ou du Chien domestique (*Canis familiaris*).

En comparant les résultats obtenus pour l'ADN mitochondrial on remarque que l'on obtient un **pourcentage similaire d'espèces non-cibles identifiées**. De plus, on a un taux d'ADNm inexploitable relativement proche entre les différentes méthodes (Figure 10). **On obtient des résultats de qualité similaire quel que soit le procédé utilisé.**

Proportion des différents résultats obtenus après analyse de l'ADN mitochondrial suivant différents types de prélèvements.



**Figure 10 :** proportion des différents résultats obtenus après analyse de l'ADN mitochondrial selon différents type de prélèvements.

## Pour aller plus loin : un peu de statistique

Dans le cadre du déploiement des kits écouillons, **l'objectif est de déterminer si ce mode de prélèvement permet d'obtenir des analyses génétiques de qualité au moins équivalente à la méthode classiquement utilisée.**

Pour évaluer la qualité des analyses génétiques réalisées (N = 1 890) selon les différents types de prélèvements, un test statistique non-paramétrique de **Kruskal-Wallis a été appliqué**. Ce test permet de vérifier l'existence d'une différence significative entre les médianes des trois groupes indépendants testés. Les résultats montrent une **différence significative entre les types de prélèvements** ( $p_{\text{value}} = 0,02 < \alpha = 0,05$ ).

Afin de limiter le risque de faux positif lié aux multiples comparaisons effectuées dans le test de Kruskal-Wallis, une **correction de Bonferroni** a été appliquée. Après ajustement du seuil de significativité, **une différence reste observée uniquement entre les frottis sur fèces congelées et les prélèvements sur fèces fraîches entières conditionnées en piluliers** ( $p_{\text{value}} = 0,024 < \alpha/2 = 0,025$ ).

En conclusion, **la qualité des analyses génétiques est équivalente pour les fèces fraîches, quel que soit le mode de prélèvement (kit ou méthode classique)**. Par ailleurs, les échantillons prélevés à l'aide d'écouvillons sur fèces congelées présentent une qualité significativement supérieure à celle des échantillons issus de fèces fraîches

En ce qui concerne la qualité de l'ADN nucléaire, **les résultats pour les prélèvements sur fèces fraîches effectués à l'aide d'un écouillon sont similaires aux prélèvements réalisés sur fèces entières mise sous pilulier en laboratoire** (Encadré "[Pour aller plus loin](#)", Figure 11).

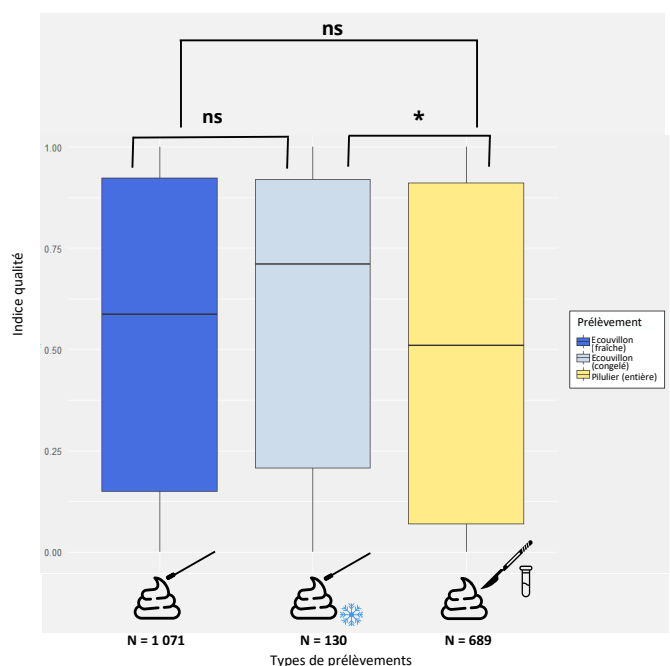
Pour résumer, **les kits écouillons présentent un avantage logistique indéniable et ne dégradent pas la qualité des analyses génétiques**. Ainsi, **cet outil remplacera à terme les prélèvements de fèces entières**. Le correspondant sera alors le seul responsable de l'identification de l'espèce potentielle sur le territoire, renforçant de fait son rôle d'expertise.

## Elargissement du protocole à d'autres types d'indices biologiques

Pour le moment, ces kits sont utilisés seulement sur les indices de types fèces. Des tests sont actuellement en cours pour les indices de type dépouille dans le Var (83) et les Alpes-de-Haute-Provence (04).

Des tests sur les indices de type urine sont également en cours en région AURA. Nous vous présenterons les résultats de ces expérimentations en vue du déploiement des kits dans un prochain numéro.

Indice qualité des analyses génétiques suivant différents types de prélèvements



**Figure 11 :** Indice qualité de l'ADN nucléaire analysé suivant différents types de prélèvements sur fèces. Après analyse génétique des échantillons, les résultats obtenus sont de qualité équivalente quelque soit la méthode de prélèvement.



## INDICATEURS DÉMOGRAPHIQUES

L'OFB évalue l'état de conservation de la population du Loup gris (*Canis lupus*) en étudiant trois indicateurs distincts mais complémentaires :

- **l'effectif** : estimation du nombre d'individus composant la population à un instant donné ;
- **le taux de survie** : pourcentage d'individus composant la population encore en vie après une période donnée ;

- **L'aire de présence détectée** : surface du territoire occupée par les individus en distinguant la présence permanente de la présence occasionnelle (voir [Loup flash Info n° 21](#)).

L'analyse **simultanée** de ces indicateurs démographiques (effectif et taux de survie) et géographiques (aire de présence détectée) nous renseigne sur l'état de conservation de la population de loup française et son évolution.

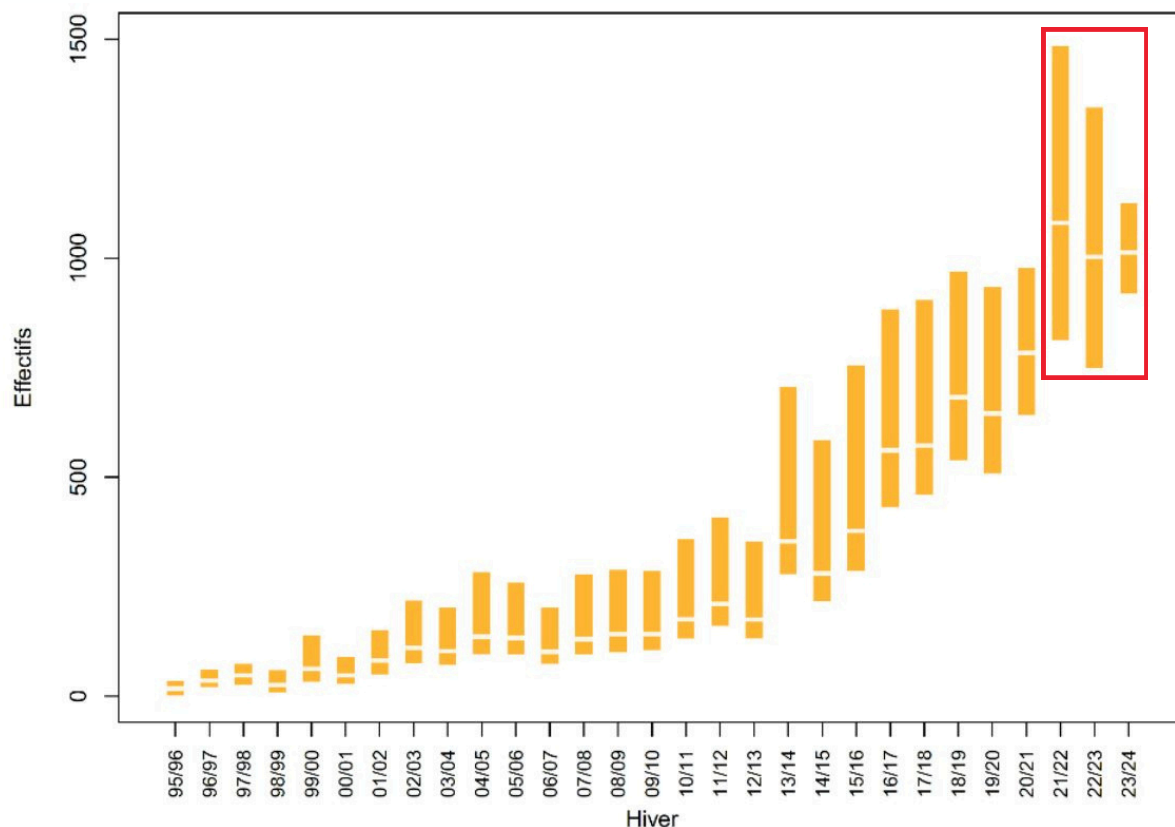
### Estimation statistique de l'effectif de loups en France

Pour mémoire, à l'hiver 2022/2023, la population lupine était estimée entre 750 et 1 344 individus (pour un effectif moyen de 1 003 loups).

Pour l'hiver 2023/2024, les résultats des analyses génétiques nous permettent alors d'estimer le nombre d'individus **entre 920 et 1 125 loups**, avec un effectif moyen de 1 013 (Figure 12). Ces valeurs représentent les bornes hautes et basses de l'intervalle de confiance (représentées par les barres jaunes sur le graphique ci-dessous). Si l'on compare l'intervalle de confiance entre l'hiver 2023/2024 et les dernières années on constate une **forte réduction de ce dernier, signe d'une amélioration de la précision de l'estimation**. Ces résultats sont directement en lien avec le **renforcement du suivi hivernal** ainsi qu'à **l'affinement du modèle statistique utilisé** (Milleret *et al.*, 2025).

En suivant le **plan d'échantillonnage**, la collecte d'indice s'est révélée plus efficace (plus d'effort de recherche fourni dans les zones à plus forte densité d'individus). Combinée à une **augmentation des volumes analysables**, la probabilité de non-détection d'un individu sur un territoire prospecté a donc diminué. De plus, **le nouveau modèle statistique prend désormais en compte les variations de détection liées aux individus** (fortement vs faiblement détecté) **et à l'environnement** (zone historique, densité humaine, végétation, enneigement) permettant ainsi une meilleure estimation de l'effectif avec **56,9 % des individus détectés** (Milleret *et al.*, 2025).

Outre une estimation plus précise de l'effectif, on constate que les estimations sur les trois dernières années se situent dans la même gamme de valeurs. **On observe une tendance à la stabilisation des effectifs depuis l'hiver 2021/2022** (Figure 12).



**Figure 12 :** Tendance démographique de la population de loups en France estimée par modèle de capture recapture et à partir du suivi génétique non-invasif. Les barres représentent les estimations basses et hautes des intervalles de confiance à 95 % des effectifs chaque hiver depuis 1995/96. La valeur moyenne des estimations est représentée par une barre horizontale blanche (Milleret *et al.*, 2025).

## Evolution du taux de survie de la population

Le **taux de survie** fait partie des paramètres classiquement étudiés afin d'évaluer la **viabilité d'une population**. Il permet d'identifier les effets de seuils de tolérance des populations face au risque de mortalité. Cet indicateur démographique est **d'autant plus important à mesurer et à prendre en compte dans le cas d'espèce à croissance lente**. Une espèce dite à "croissance lente" (aussi appelé stratégie K) est caractérisée par une maturité sexuelle tardive, un nombre relativement bas de petits par portée et une espérance de vie qualifiée de longue (Pianka, 1970). En effet, pour ces espèces plusieurs études (Crone, 2001 ; Heppell *et al.*, 2000 ; Oli *et al.*, 2003) ont démontré que **les taux de survie des individus ont plus d'impact que les taux de reproduction sur la croissance de la population**. Plus particulièrement, dans le cadre de stratégies de conservation menées sur des carnivores à stratégie K, il est suggéré d'intégrer cet indicateur et de centrer les actions de conservation autour de ce dernier (Van de Kerk *et al.*, 2013). L'Ours brun, le Lynx boréal ou encore le Loup gris sont des exemples typiques d'espèces adoptant ces traits d'histoire de vie (Fuller *et al.*, 2003 ; Wallach *et al.*, 2015).

Ainsi, **le taux de survie est un paramètre utilisé dans différents pays d'Amérique du Nord** (Haber, 1996 ; Smith *et al.*, 2010) **et d'Europe de l'Ouest** (Chapron *et al.*, 2003 ; Marucco *et al.*, 2009) **afin d'étudier l'évolution démographique du loup**. Pour mesurer cet indicateur différentes méthodes peuvent être utilisées comme le suivi des individus via télémétrie (Smith *et al.*, 2010 ; Williams *et al.*, 2020) ou les méthodes CMR non-invasives (Chapron *et al.*, 2003 ; Marucco 2009 ; Marucco *et al.*, 2012).

En France le suivi des taux de survie est effectué via le **modèle CMR**, modèle qui présente l'avantage de **prendre en compte la différence de détection entre les individus** (Marucco *et al.*, 2012 ; Milleret *et al.*, 2025). Pour obtenir des estimations de survie non-biaisées au sein d'une population, il est indispensable de considérer **l'hétérogénéité de détection** des individus. En effet, un individu peut être détecté de manière plus ou moins régulière au cours de sa vie et des différentes années de suivi. Ainsi, on considère que la population de loup serait composée de deux catégories d'individus :

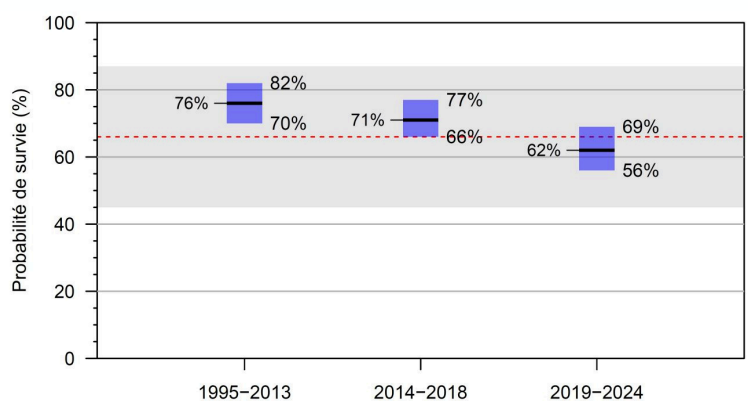
- les **résidents** : détectés à plusieurs reprises lors de plusieurs années de suivi ;
- les **transients** : détectés très occasionnellement, parfois une seule fois.

Les taux de survie présentés prennent donc en compte les effets transients et résidents au sein de la population (Milleret *et al.*, 2025).

Les taux de survie au sein de la population lupine française ont été calculés pendant **trois périodes différentes**. Ces trois périodes se distinguent par les **différents régimes de tirs légaux mis en place** : peu de tirs dérogatoires (1995 - 2013, avec mise en place des tirs dérogatoires dès 2004), avec un plafond autorisé à plus ou moins 10 % de la population (2014 - 2018) et avec un plafond de tirs dérogatoire fixé à 19 % de la population (2019 - 2024). En effet, **les tirs dérogatoires peuvent affecter la survie globale d'une population, notamment lorsqu'ils constituent une cause additive de mortalité** (Creel & Rotella, 2010 ; Salvatori & Linnell, 2005).

On constate une diminution des taux de survie entre 1995 et 2024, on passe de 76 % à 62 % de survie moyenne au sein de la population. **Ce taux de survie est significativement plus bas pour la dernière période (2019 - 2024)**.

Bien que le taux de survie actuel se situe au-dessous du seuil de tolérance moyen (pointillés rouges sur le graphique) celui-ci ne se situe pas en dessous de la borne basse de l'intervalle de confiance (intervalle grisé sur la figure 13). Cela signifie que **pour le moment la population semble compenser les pertes au sein de la population, notamment celles engendrées par les tirs dérogatoires**. Dans la littérature, il est indiqué qu'au-delà de 34 % de mortalité moyenne (moins de 66 % de survie) au sein de la population, celle-ci ne pourra plus compenser les pertes et continuer de croître (Marescot *et al.*, 2012). Néanmoins cette valeur plancher peut varier entre 13 % pour les populations les plus fragiles et 55 % pour les plus résilientes (Duchamp *et al.*, 2023).



**Figure 13 : Variations de la probabilité de survie lors de 3 périodes (1995-2013 ; 2014-2018 ; 2019- 2024 ; Milleret *et al.*, 2025).** Les barres horizontales noires représentent les estimations moyennes. Le seuil de tolérance moyen est de 34 % de mortalité (soit 66 % de survie). Il est représenté par les pointillés rouges avec son intervalle de confiance. Des taux de survie en dessous de cet intervalle présentent un risque important de générer des taux de croissance négatifs de la population (Marescot *et al.*, 2012).



## AUTRES INDICATEURS

### Détection d'individus de lignées génétiques différentes au sein de la population

Une population peut être composée d'individus de plusieurs **lignées génétiques**. Chaque lignée génétique possède un **haplotype** particulier permettant de les distinguer. L'haplotype est une série de gènes situés côte à côte sur un chromosome qui est transmis par la mère à sa descendance, cette séquence est donc **héréditaire**. C'est en comparant ces haplotypes à des référentiels connus que l'on peut alors attribuer une lignée aux individus via l'analyse de l'**ADN mitochondrial**.

On distingue **plus d'une vingtaine de lignées différentes** (notées "w ..") sur le continent européen (Pilot *et al.*, 2010 ; Hulva *et al.*, 2018). Elles sont réparties au sein de différentes populations dont les noms font référence à leur aire de répartition géographique. En France, la population est majoritairement composée d'une **lignée historique w22**, dite italo-alpine. Pour autant, le travail du réseau Loup-lynx a permis de détecter plusieurs individus de lignées différentes depuis 2017. Ces loups, originaires de la population germano-polonaise, portent les **haplotypes w1 et w2**. Ces haplotypes ont la particularité d'être **également présent chez le chien domestique**. En effet, suite au processus de domestication et à des événements d'hybridation dans les premières phases d'évolution du chien domestique, on retrouve certaines séquences d'ADN identiques chez les deux espèces (Pilot *et al.*, 2014 ; Tsuda *et al.*, 1997 ; Wayne & vonHoldt, 2012). Cette proximité génétique implique une bonne qualité de l'ADN mitochondrial pour pouvoir différencier celui d'un loup et d'un chien. De plus, la lignée germano-polonaise étant peu représentée en France, le laboratoire d'analyse ne dispose pas d'autant de référentiels que pour la lignée italo-alpine. Ainsi, **il faut être particulièrement vigilant dans l'interprétation des résultats lorsque les analyses révèlent un individu de lignée w1 ou w2**.

**Lors de l'année de suivi 2024, dix individus, hors lignée italo-alpine, ont été détectés** grâce aux analyses génétiques (certains étaient par ailleurs déjà génotypés dans les pays voisins).

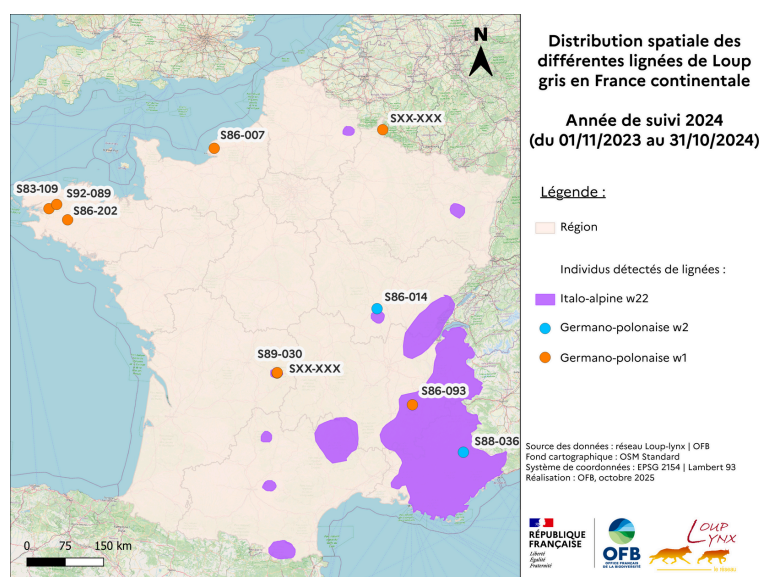
**Huit de ces individus appartiennent à la lignée w1 (germano-polonaise)**. Le premier individu (S86-093) a été identifié en **Isère (38)** au mois de décembre 2023 (avant d'être à nouveau identifié, à plusieurs reprises, en janvier et février de l'année suivante). En janvier 2024, un deuxième animal (S86-202) est détecté dans le **Morbihan (56)**. Un troisième (S86-007) et un quatrième (S83-109) loup sont ensuite génotypés en février respectivement en **Seine-Maritime (76)** et dans le **Finistère (29)**. En juillet, un nouvel animal (S89-030) est détecté en **Corrèze (19)**, ce dernier sera détecté à plusieurs reprises entre juillet et octobre. Enfin un sixième individu de lignée w1 (S92-089) est génotypé en octobre dans le **Finistère (29)**.

Deux loups de lignée w1 sont également observés dans les **Ardennes (08)** au mois d'avril, ainsi qu'en **Corrèze (19)** au mois de juillet, cependant l'ADN nucléaire des échantillons était trop dégradé pour obtenir leurs génotypes respectifs.

**Pour la première fois deux individus de lignée w2 (germano-polonaise) sont génotypés sur le territoire**. Le premier (S86-014) est détecté en **Saône-et-Loire (71)**. Ce dernier avait été identifié en Allemagne, au Pays-bas et en Belgique avant d'être détecté trois fois en France. Il est génotypé pour la première fois en décembre 2023 sur la commune de Morey (71). Il est ensuite identifié à deux reprises en janvier et mars 2024 après analyse de poils retrouvés sur les communes de Marcilly-lès-Buxy (71) et Morey (71).

Le deuxième individu (S88-036) est génotypé en février 2024 dans les **Alpes-de-Haute-Provence (04)** sur la commune de Colmars (04). L'ADN nucléaire de bonne qualité a permis de génotyper l'individu mais l'ADN mitochondrial lui n'a pas permis d'obtenir l'espèce exacte. Il est nécessaire de conduire d'autres analyses pour aller au delà du genre *Canis sp.* On interrogera les référentiels des pays voisins dans lesquels cette lignée est présente, notamment pour rechercher une correspondance à son génotype.

L'identification de ces loups de lignées différentes constitue un **indicateur important à prendre en compte dans le cadre de la conservation de l'espèce (Figure 14)**. En effet, la détection et le suivi des mouvements de ces individus peuvent nous informer sur les échanges entre les populations européennes. Ces derniers peuvent affecter à long terme la répartition ainsi que l'effectif de l'espèce : compensation des pertes de par immigration. De même, ils sont susceptibles de renforcer la variabilité génétique de la population. (Pour en savoir plus : [Loup flash info n°18](#)).



**Figure 14 : Distribution spatiale des différentes lignées de Loup gris en France continentale.** La majorité des individus détectés sont de lignée italo-alpine (w22). Ils se concentrent principalement sur l'aire de présence historique de l'espèce (AURA et PACA).

## Suivi des individus et groupes sédentarisés

Au regard de l'évolution de la méthode de suivi, **il n'est plus nécessaire de calculer l'EMR au sein de chaque ZPP à l'issue de l'hiver**. De plus, **l'augmentation de la surface colonisée et la densification des meutes sur certains territoires complexifiaient l'exercice de distinction et de caractérisation (meute ou non meute) des ZPP en zone historique**. En premier lieu, l'augmentation du nombre d'individus dans un paysage anthropisé conduit à des territoires plus petits et à une densification des meutes sur un même périmètre impliquant parfois des chevauchements des territoires (variant suivant la saison, la taille des groupes sociaux ainsi que la disponibilité en proie). Ces chevauchements sont problématiques pour délimiter les différents territoires, mais aussi pour attribuer à la bonne ZPP les indices de présence quand il y en a. Cette proximité peut également mener à une augmentation des conflits intraspécifiques (Cassidy *et al.*, 2015 ; Cubaynes *et al.*, 2014 ; Mech, 1994) et donc à des mouvements des individus qui peuvent compliquer notre perception du comportement spatial des individus.

Les tirs dérogatoires constituent un autre élément pouvant créer des mouvements chez les individus. En effet, si le couple dominant ou l'un des deux individus reproducteurs est détruit il existe un risque de destructuration de la meute qui peut être associée à un abandon du territoire (Borg *et al.*, 2015 ; Brainerd *et al.*, 2010).

Pour toutes ces raisons, il devenait hasardeux de déterminer annuellement avec précision le nombre et la situation exacte de chaque ZPP sur les massifs. **Le suivi des zones de présence permanente est ainsi abandonné en zone historique**. En revanche, le réseau conserve une vision plus fine de l'utilisation du territoire en front de colonisation. Le suivi des **individus sédentarisés** est maintenu, **notamment pour acter tout passage éventuel en meute** si des reproductions sont identifiées. La restitution de ces informations est modifiée en raison de ces changements (cf. cartographie ["Suivi des individu\(s\) et groupes sédentarisés"](#)).

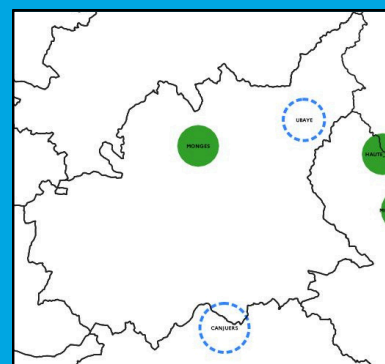
### Zoom sur : les Alpes-de-Haute-Provence

Les Alpes-de-Haute-Provence (04) comptent parmi les premiers départements français à avoir été recolonisé par le loup. La première observation attestée par le réseau remonte à septembre 1997. Dès 1998, les indices se sont multipliés marquant le début d'une dynamique d'expansion. Au cours des dernières années, le nombre de ZPP recensées au sein du département a connu une forte croissance (Figure 15). À l'issue du suivi estival 2023, on estimait à 31 le nombre de ZPP Meute qui concernait le département dont certaines situées en périphérie du département, à cheval sur plusieurs territoires administratifs.

Compte tenu de la densité de meutes observée sur à peine 7 000 km<sup>2</sup>, la mise en œuvre d'un suivi précis et fiable à l'échelle d'une ZPP est devenue de plus en plus complexe. À titre d'exemple, lors de la dernière campagne de suivi estival dans le département, plus d'une dizaine d'opérations de hurlements provoqués ont été réalisées. Ces missions ont mobilisé un nombre important de correspondants du réseau. Malgré un fort investissement très peu de réponses ont été enregistrées, rendant l'attribution des reproductions incertaines. Les derniers résultats sont le reflet des limites d'une telle méthode, désormais inadaptée à un suivi à grande échelle. Dans certains secteurs au sud du département, la différenciation entre meutes voisines devenait particulièrement difficile, notamment pour les anciennes ZPP d'Aup, Brandis et Bernarde. Par ailleurs, lors de l'apparition d'indices sur de nouvelles zones il devenait hasardeux de distinguer une nouvelle zone d'installation d'un simple mouvement d'une meute adjacente (comme la zone à confirmer de Larveq).

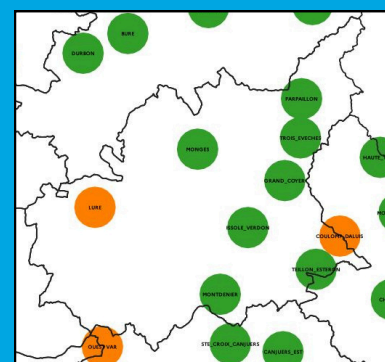
ÉTÉ 2001

1 ZPP



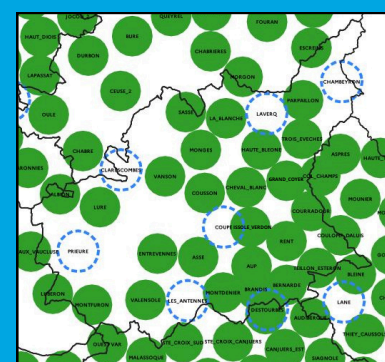
ÉTÉ 2014

9 ZPP



ÉTÉ 2023

31 ZPP



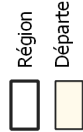
**Figure 15 : Evolution des ZPP dans le département des Alpes-de-Haute-Provence au cours du temps.** En l'espace de 22 ans le nombre de ZPP au sein du département passe de 1 à 31 rendant la distinction de ces dernières de plus en plus complexe voire hasardeuse.



## Suivi des individu(s) et groupes sédentarisés

Année de suivi 2024  
(du 01/11/2023 au 31/10/2024)

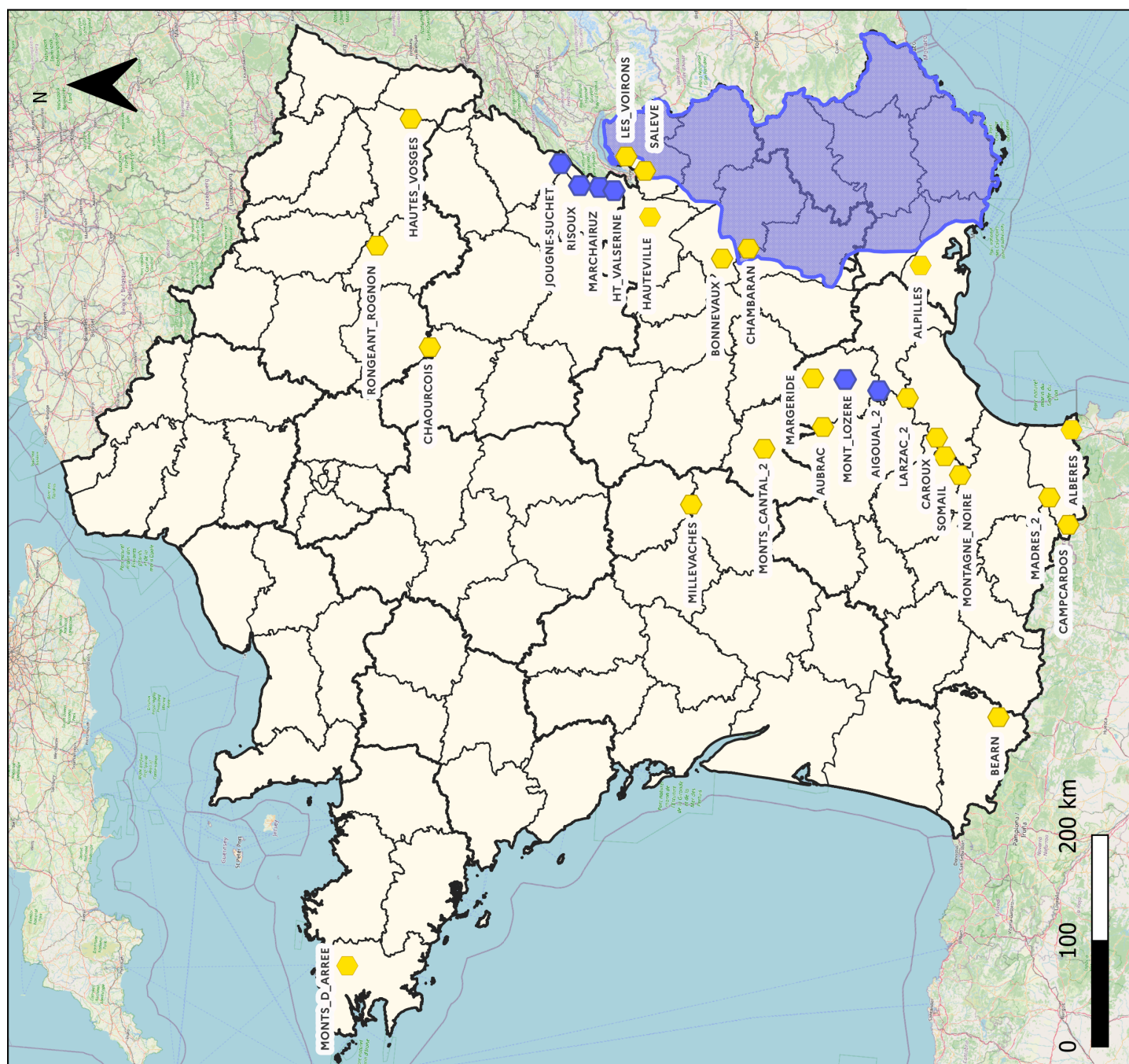
-légende :



**Aire de présence historique avec groupes sédentarisés :**  
absence de suivi précis compte tenu de la volumétrie.



Source des données : réseau Loup-lynx | OFB  
Fond cartographique : OSM Standard  
Système de coordonnées : EPSG 2154 | Lambert 93  
Réalisation : OFB, août 2025.





## INDICES DE PRÉSENCE COLLECTÉS

### Une campagne marquée par le renforcement du suivi hivernal

#### Des conditions de prospection laborieuses en hiver

On ne peut pas qualifier l'année de suivi 2024 (1er novembre 2023 au 31 octobre 2024) comme idéale pour la réalisation des protocoles. Les conditions météorologiques ne se sont pas montrées clémentes pour la collecte d'indices. De fortes températures (+2°C par rapport aux normales hivernales) ont engendré un **enneigement très contrasté en montagne** : chutes de neige excédentaires dans le Nord des Alpes à haute altitude (à partir de 2 200m d'altitude) et largement déficitaires sur le reste des massifs de moyenne montagne ainsi que dans les Pyrénées (en moyenne 5cm de manteau neigeux). De plus, une **fréquentation touristique importante dans les Alpes** durant la saison hivernale a rendu les sorties de prospections plus complexes, notamment avec de nombreux excréments de chiens domestiques sur le terrain.

#### Des résultats saisonniers associés au protocole de suivi

Malgré ces conditions, **8 583 indices de présences ont été collectés au total dont 3 038 indices biologiques** (Figure 16).

On totalise **4 986 indices collectés durant le suivi hivernal** (1er novembre 2023 au 31 mars 2024) dont **2 381 indices biologiques** (2 299 sans compter les dépouilles). Ces premiers résultats permettent de constater une **pression de collecte plus importante** sur le territoire. Grâce au plan d'échantillonnage (notamment objectifs de collecte par maille), plus d'indices biologiques ont pu être collectés comparé aux années précédentes (Figure 16 et 17).

Concernant la **saison estivale** du suivi (1er avril 2024 au 31 octobre 2024), l'allègement des protocoles, notamment l'abandon du suivi des ZPP et de la mise en place systématique des opérations de hurlements provoqués en zone historique, impacte directement le nombre d'indices de présence remontés. On compte **3 597 indices de présence collectés** sur cette période. De plus, bien que cela n'impacte pas la qualité du suivi, seuls les indices biologiques provenant du front de colonisation sont analysés à cette période.

#### Nombre d'indices collectés par année de suivi (2019-2024)

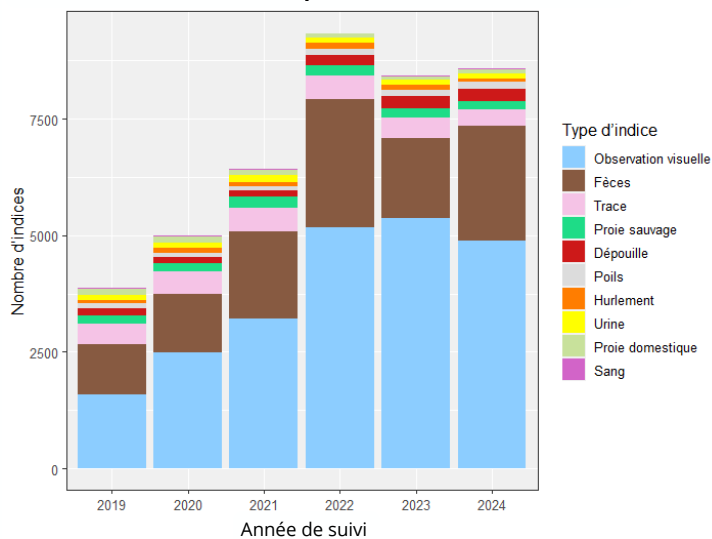


Figure 16 : Nombre d'indices de présence collectés par année de suivi classés par type depuis 2019.

#### Une pression de collecte homogénéisée

À l'issue de cet hiver, la **distribution des indices biologiques collectés sur le territoire est beaucoup plus homogène que l'année précédente sur la même période** (Figure 17). Ces résultats sont la conséquence directe de la mise en place du plan d'échantillonnage spatialisé.

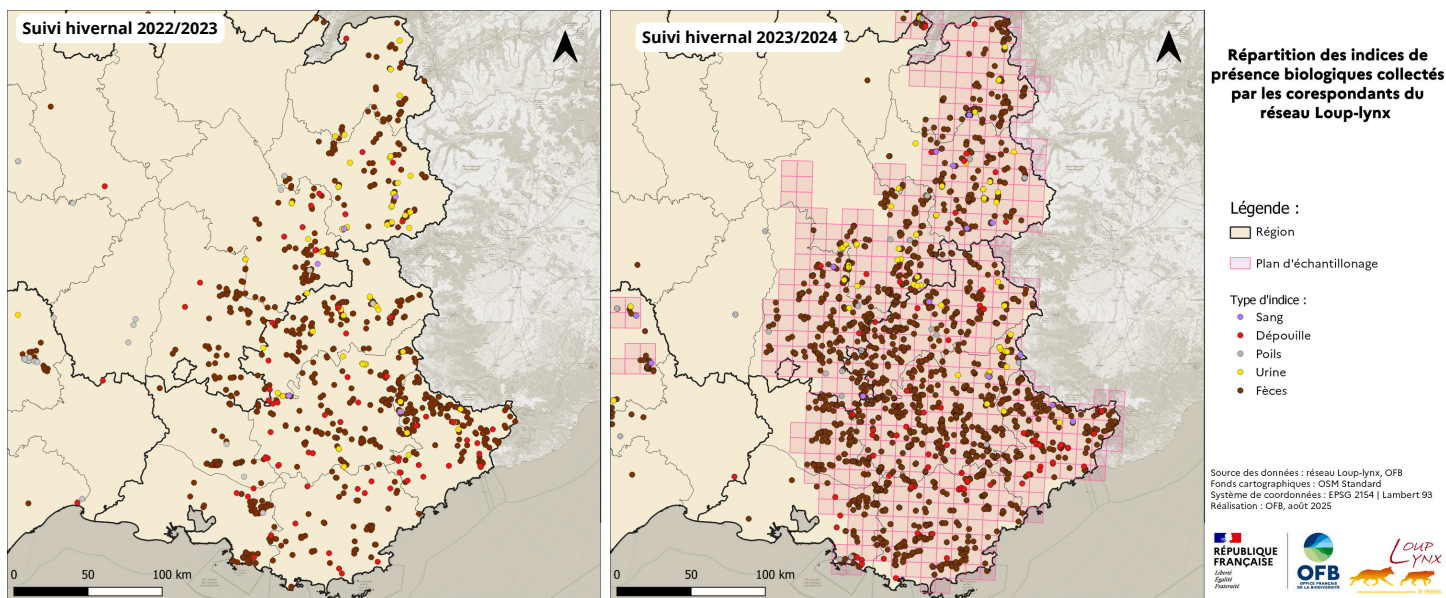


Figure 17 : Répartition des indices biologiques collectés avant (suivi hivernal 2022/2023) et après (suivi hivernal 2023/2024) mise en place du plan d'échantillonnage. Après mise en place du plan d'échantillonnage on constate une collecte beaucoup plus homogène sur le territoire tout en ayant un volume de collecte général plus important.

## Un nouveau moyen de prospection à l'essai : le Vélo Tout Terrain à Assistance Electrique

L'année de suivi 2024 est également une année de test pour un **nouveau type de prospection** : l'utilisation d'un **Vélo Tout Terrain à Assistance Electrique (VTAE)** pour la recherche de **fèces**.



**Prospection hivernale en VTT.** Au premier plan on aperçoit une déjection de loup qui sera échantillonnée pour le suivi hivernal.  
Crédit : Nicolas JEAN / OFB

**La collecte d'indices biologiques en hiver (du 1er novembre au 31 mars) devient la priorité du réseau.** L'objectif est de collecter suffisamment d'indices dans chaque maille avant la fin du suivi hivernal qui prend effet au 1er avril. Cependant, dans certaines régions comme en AURA ou en PACA on trouve un nombre important de mailles à haut effort de prospection. C'est en effet dans les zones de présence historique du loup que la plupart des meutes se concentrent. Dans ces dernières, huit indices de présence doivent être collectés, **ce qui peut parfois s'avérer difficile suivant la nature du terrain et les conditions climatiques.**

Ainsi, en complément de la Brigade Mobile d'Intervention Grands Prédateurs Terrestres (BMI GPT) - qui intervenait déjà les années précédentes pour renforcer le suivi hivernal - un agent supplémentaire a été recruté afin de prospecter différents secteurs accessibles en VTAE. Cet hiver, les sorties se sont concentrées dans les départements des **Hautes-Alpes** (50 sorties), des **Alpes-de-Haute-Provence** (49 sorties) et de la **Drôme** (16 sorties). Une dizaine de journées se sont également déroulées dans le **Var**.

Le VTAE constitue un excellent moyen de prospection complémentaire aux autres types de sorties. Il permet de **prospector des sentiers et pistes inaccessibles aux véhicules.** Les agents peuvent également **parcourir plus de kilomètres qu'en marchant, tout en étant plus rapide.** Ce moyen de locomotion offre une **alternative écologique** aux véhicules thermiques pour prospecter les pistes (environ 22 grammes de CO2 émis par kilomètre contre 220 à 280 grammes pour un véhicule thermique de taille moyenne, selon le dernier rapport de l'ADEME).

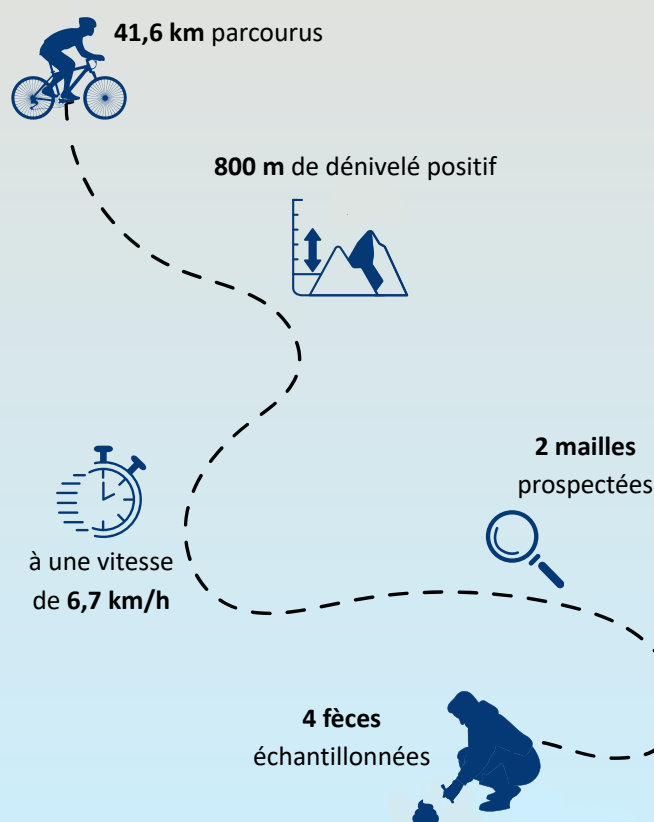
Néanmoins, pour que cette méthode soit efficace il est **nécessaire de s'arrêter régulièrement afin de prospecter à pied les sites de marquages privilégiés** : touffe d'herbe, talus, points hauts. En rapportant les localisations des fèces échantillonnées ce suivi a également permis d'affiner les recherches : **les fèces sont principalement collectées en bordure de piste et au niveau des carrefours.**

Ce test a également permis de déceler certains points négatifs de ce type de prospection. En effet, afin de maximiser la recherche d'indices il est nécessaire de **rouler lentement**, de **garder la tête basse** (afin de détecter les fèces sur le sol) en permanence et de **faire preuve d'une vigilance constante** concernant le terrain pratiqué.

En conclusion, **ce nouveau type de prospection permet au réseau d'augmenter sa capacité de prospection et sera reconduit l'année prochaine afin de renforcer le suivi hivernal.**

### Chiffres clefs

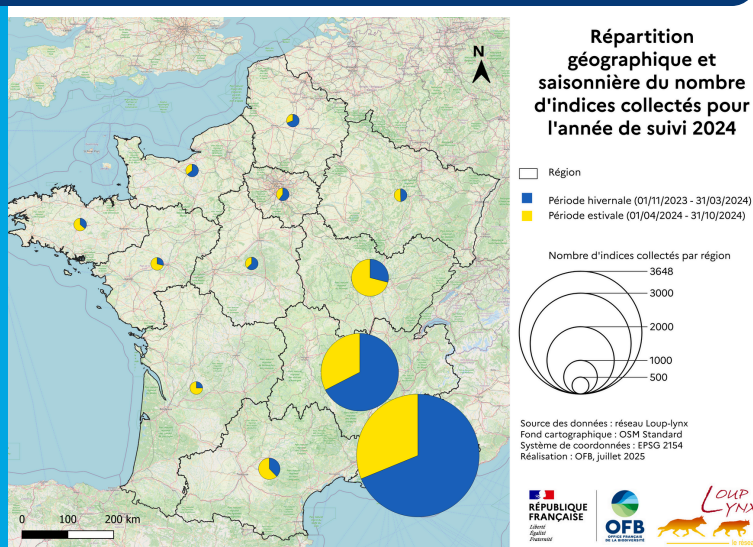
#### En moyenne pour chaque sortie :



Sur 155 indices collectée, 104 fèces appartiennent au Loup gris, soit **67 % d'indices retenus au total !**

# ZOOM SUR LES INDICES COLLECTÉS

## Volume de collecte



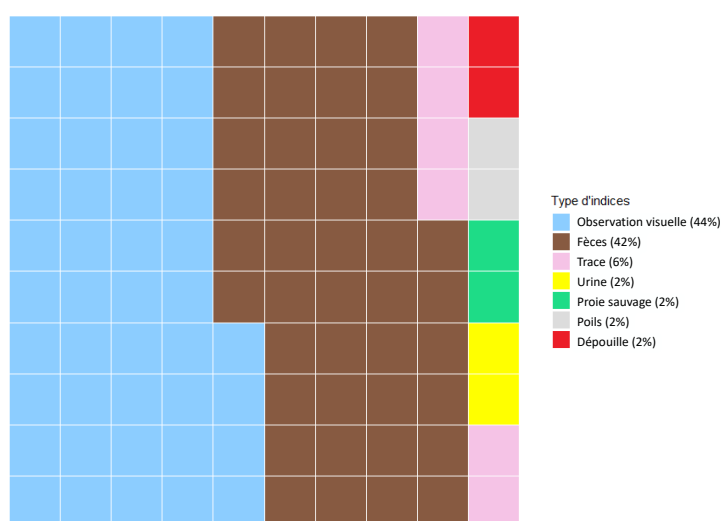
**Figure 18 :** répartition géographique et saisonnière des volumes d'indices collectés pour l'année de suivi 2024. Le volume d'indices transmis est proportionnel à la taille des diagrammes. Les plus gros contributeurs sont les régions PACA et AURA. Le volume transmis par région est variable d'une saison à l'autre, notamment dans les régions historiques où peu d'indices biologiques sont remontés en été suite aux modifications du protocole.

## QUELQUES FAITS SUR LA COLLECTE D'INDICE

- 1 L'hétérogénéité de collecte au sein des régions est liée à différents facteurs : **présence de l'espèce, pression de prospection, environnement, conditions météorologiques.**
- 2 La collecte d'indices biologiques est fortement influencée par la présence de neige (Marescot *et al.*, 2011 ; Milleret *et al.*, 2025).
- 3 Les appareils photographiques-automatiques sont la première source d'indices de présence (notamment en zone de plaine où les autres types d'indices sont plus difficiles à collecter). On constate un réel essor de l'utilisation de ces derniers depuis plusieurs années. Ce type d'indice est généralement remonté en été lors du suivi opportuniste.

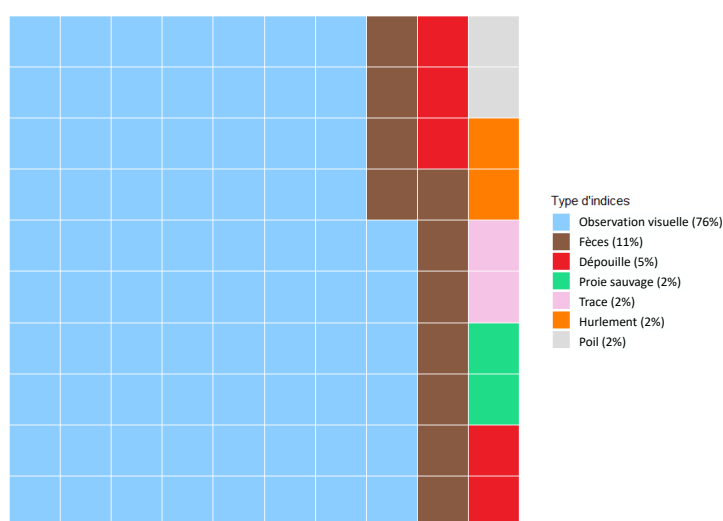
## Types d'indices collectés : impact de la saisonnalité en lien avec les protocoles de suivi

Proportion de chaque type d'indice collecté durant la période hivernale du suivi 2024 (N = 4 986).



**Figure 19 :** pourcentage d'indices par type, collectés sur la saison hivernale 2023/2024. Chaque cellule du graphique représente 1 % du nombre total d'indices collectés. En hiver, la majorité des indices sont de type observation visuelle, fèces et trace.

Proportion de chaque type d'indice collecté durant la période estivale du suivi 2024 (N = 3 597).

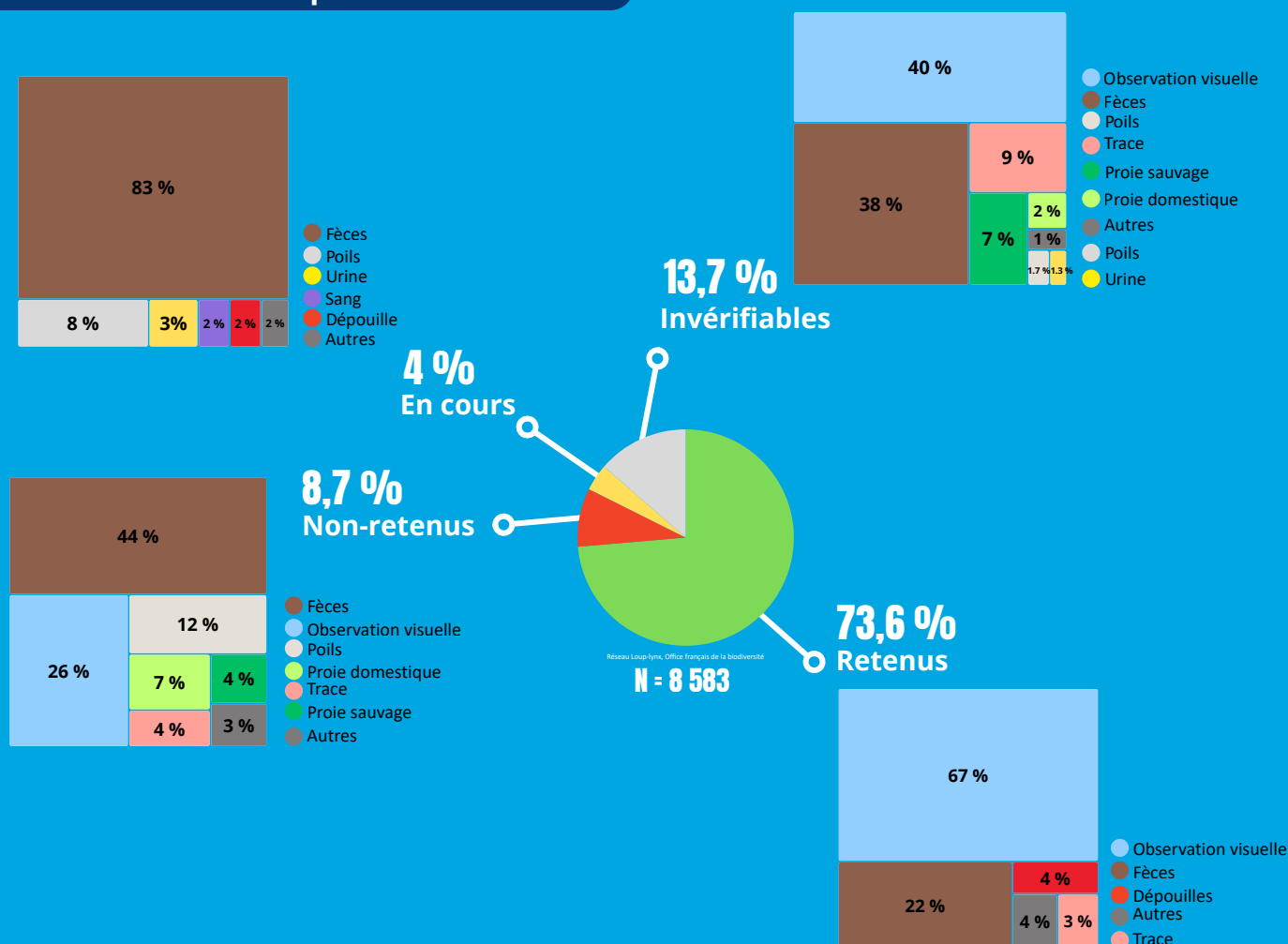


**Figure 20 :** pourcentage d'indices par type, collectés sur la saison estivale 2024. Chaque cellule du graphique représente 1 % du nombre total d'indices collectés. En été, la majorité des indices sont de type observation visuelle, fèces et dépouille.



# ZOOM SUR LES INDICES COLLECTÉS

## Statut des indices de présence collectés



**Figure 21 :** pourcentage d'indices de présence collectés durant l'année de suivi 2024 (1er novembre 2023 au 31 octobre 2024) classés par fiabilité. Les indices retenus sont en grande partie des observations visuelles, indices de plus en plus nombreux lors des derniers suivis. Les indices non retenus sont eux composés en majorité d'indices de type fèces, indices que l'on attend à être majoritaire avec le renforcement du suivi hivernal et toutes les évolutions qui l'accompagne.

### Chiffres clefs

Le renforcement du suivi hivernal se constate au niveau des **indices collectés et analysés**. En comparaison à l'année de suivi 2023 on compte :

**+73 %** de fèces collectées durant l'hiver.

**-1 %** d'indices en attente d'analyse.

**+9 %** d'indices de type fèces parmi le total d'indices retenus.



La mise en place du plan d'échantillonnage a permis d'**augmenter le nombre de fèces collectées**.

L'augmentation des volumes analysables a permis de **diminuer le nombre d'indices en attente d'analyse**.

Même si les volumes sont plus importants et qu'une étape de vérification visuelle a été supprimée, **la part de fèces dans les indices retenus a augmenté**, passant de 13 % à 22 % entre 2022/2023 et 2023/2024.

Pour consulter l'ensemble des indices collectés par le réseau rendez-vous sur la [carte des indices de présence du réseau Loup-lynx](#).  
À consulter sur [www.loupfrance.fr](http://www.loupfrance.fr)

## MORTALITÉS DÉTECTÉES PAR LE RÉSEAU

Comme beaucoup de grands carnivores, **les populations de Loup gris sont fortement impactées par les causes de mortalités d'origine anthropique** (Woodroffe & Ginsberg, 1998). Cette tendance se retrouve aussi bien sur le continent américain qu'europpéen (Creel & Rotella, 2010 ; Salvatori & Linnel, 2005). En Europe, les causes recensées sont principalement les **collisions**, les **destructions illégales** (bien qu'une grande part soit dissimulées) et les **destruction légales** (Musto *et al.*, 2021 ; Salvatori & Linnel, 2005 ; Sunde *et al.*, 2021 ; Suutarinen & Kojola, 2017).

Sur le territoire français, les indices collectés par le réseau Loup-lynx permettent de recenser certaines informations concernant la mortalité lupine sur le territoire. En revanche, il est important de rappeler que **les mortalités détectées par le réseau ne sauraient être exhaustives**. En nature, la totalité des animaux morts n'étant jamais retrouvée, les résultats présentés ci-dessous sont à interpréter avec précautions. Les **258 individus** retrouvés mort en 2024 (toutes causes de mortalité confondues) et remontés au réseau ne représentent que la partie visible (Figure 22).

La majorité (75,1 %) des mortalités renseignées par le réseau sont dues aux **tirs dérogoatoires** mis en place dans le cadre de la protection des troupeaux. Chaque animal mort suite à un tir légal étant systématiquement décompté du plafond, on considère que l'on détecte 100 % de ce type de mortalité, d'où la part importante dans les mortalités recensées.

**16,3 % des individus retrouvés morts sont victimes de collision**, on recense ce type d'évènement principalement dans le Var (83) et les Bouches-du-Rhône (13). Le nombre important de collisions mortelles recensées dans ces départements s'explique par un réseau routier très dense (dont voies à grande vitesse) et la présence de plusieurs meutes enclavées dans des territoires fortement anthropisés. Les individus sont donc plus exposés à ce risque.



Jeune femelle morte suite à une collision dans le département du Var (83).  
Crédit : OFB SD83

En outre, 3,1 % des individus retrouvés morts sont victimes de **destructions illégales**.

Parmi les autres cas de mortalité détectés (1,6 %) on compte deux **interactions avec des chiens de protection de troupeau**, une **mort lors d'une mise bas** et une **hémorragie suite à une blessure** d'origine indéterminée au niveau de la gorge.

On classe une mortalité comme indéterminée lorsque l'on retrouve seulement des restes partiels (ossement ou membres isolés) ou que le cadavre est dans un état de décomposition trop avancé pour mener une quelconque expertise. En 2024, **les causes de mortalités indéterminées représentent 3,9 % du nombre total des morts recensées par le réseau**.

Ces résultats sont cohérents avec les observations réalisées à l'échelle européenne. Dans un paysage fortement anthropisé, le loup, en temps que grand carnivore, est une espèce qui entre fréquemment en conflit avec les activités d'élevage (Dumez *et al.*, 2017). Afin d'améliorer la coexistence entre l'espèce et le monde pastoral, des tirs de défenses sont donc mis en place, constituant la majorité des causes de mortalités détectées. Néanmoins, des tensions persistent entre l'espèce et l'Homme, conduisant à des actes illégaux de destruction. De plus, la grande plasticité écologique du loup, l'amène à occuper des environnements fortement transformés par l'Homme, et l'expose à divers risques comme les collisions routières.

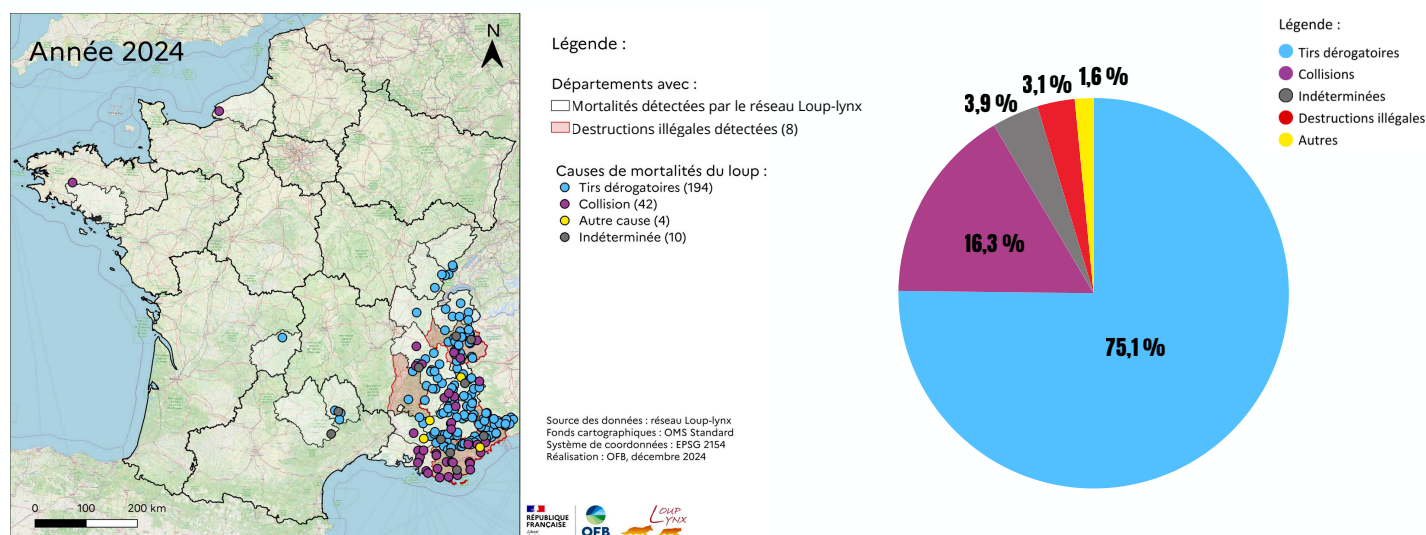
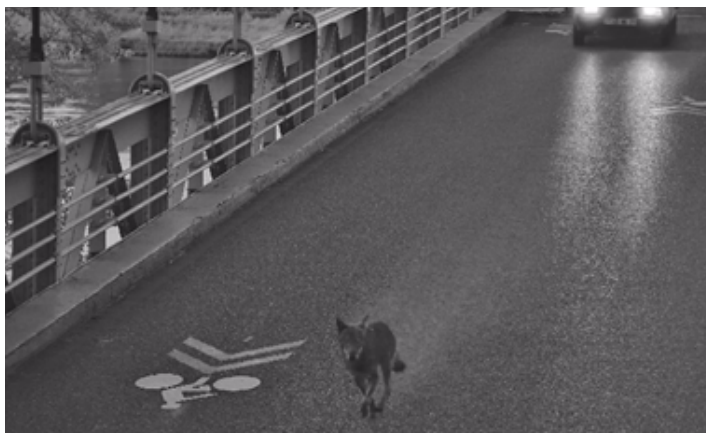


Figure 22 : Distribution des différentes causes de mortalités identifiées chez le Loup gris (*Canis lupus*) après collecte d'indice.  
Réseau Loup-lynx - Loup flash info n° 22

## ACTUALITÉS RÉGIONALES

### Auvergne-Rhône-Alpes

En **Ardèche (07)**, quatre observations visuelles documentées d'un média ont été retenues entre février et avril à trois endroits distincts : à proximité de Largentière (07), puis limitrophe avec la Lozère (48) et à Lavoulte-sur-Rhône (07). Dans cette dernière commune, un loup a été filmé par les webcams de la ville en train de traverser le pont du Rhône. Pour l'anecdote, après sa course dans les rues il a fait demi-tour et est reparti dans la Drôme (26) !



Loup gris filmé par des caméras de sécurité en train de traverser le pont du Rhône (07)  
Crédit : Ville de Lavoulte/Rhône (07)

Dans le **Beaujolais (69)** au mois de mai, deux événements associés d'un média attestent du passage de *Canis lupus* d'abord dans les vignes puis en limite de la Saône-et-Loire (71).

Concernant l'**Allier (03)**, la **Loire (42)**, la **Haute-Loire (43)** et le **Puy-de-Dôme (63)** les correspondants assurent une veille avec en moyenne une quinzaine d'indices transmis pour chaque département, néanmoins aucune de ces informations n'a permis l'identification formelle d'un loup. Ainsi la sédentarisation de l'espèce ne peut être mise en évidence pour ces six départements (03, 07, 42, 43, 63 et 69).

Pendant cette période de suivi, le peu de photos/vidéos et de résultats génétiques sur le **Cantal (15)** permet tout de même d'affirmer la présence d'un loup sur les **Monts du Cantal** et d'un autre en **Aubrac (12/15/48)**.

Dans l'**Ain (01)** la situation est identique à 2023, à savoir la présence d'un individu sur le Plateau d'Hauteville et de la meute reproductrice Haut-Valserine (01/39/CH). Deux dépouilles sont également comptabilisées sur le département (collision et tir réglementaire). Les deux individus n'étaient pas connus génétiquement.

Sur les quatre départements historiques (Savoie (73), Haute-Savoie (74), Isère (38), Drôme (26)) la situation lupine est globalement similaire à l'année dernière, à l'exception de la première reproduction sur le massif du **Roc d'Enfer (74)**, de la détection d'un loup de lignée germano-polonaise sur le **massif des Coulmes (38)** entre décembre 2023 et février 2024 et de la Réseau Loup-lynx - Loup flash info n° 22

détection via un piège-photographique d'une meute composée de 15 loups sur le Vercors fin octobre 2024 (avec les jeunes de l'année).

### Bourgogne-Franche-Comté

La présence de l'espèce se confirme dans la zone historique du **Doubs (25)** et du **Jura (39)**. Plus de 900 indices de présence ont été collectés dans ces départements dont 749 retenus Loup dans le Doubs et 119 dans le Jura. Sur la totalité des indices collectés dans la région, 132 ont permis de génotyper 17 individus différents. Dans le Doubs (25), deux reproductions ont été confirmées au sein des groupes sédentarisés du **Risoux (25/39/CH)** et de **Jougne-Suchet (25/CH)**. Du côté du massif jurassien aucune reproduction n'a été détectée dans la meute du **Marchairuz (39)**, de plus, aucun individu n'a été capturé génétiquement du côté français cette année.



Loup gris observé dans le Jura (39). Image provenant d'un pièges-photographique.  
Crédit : OFB SD39

En dehors de l'aire de présence historique des meutes, le loup est aussi identifié dans le sud du Jura à la **frontière avec le département de l'Ain (01)**, notamment sur les secteurs **Haute-Valserine** et **Petite Montagne**. Deux individus ont aussi été vus ensemble **entre les secteur de Longchaumois et Hauts de Bienne**.

L'activité lupine se poursuit également dans les autres départements de la région. En **Saône-et-Loire (71)**, département traversé par des individus en dispersion chaque année depuis 2020, de nombreux indices de présence sont rapportés au réseau. Sur 66 indices, 23 sont retenus dans le cadre du suivi. Ils ont notamment permis d'identifier un individu de lignée w2 génotypé en décembre 2023 (S86-014) ainsi qu'un nouvel individu mâle détecté en mai 2024 (S90-014).

Toujours au sud de la région, dans la **Nièvre (58)**, les premiers constats de dommage classés Loup Non Ecarté (LNE) sont enregistrés en novembre 2023. La présence d'un individu est ensuite confirmée à l'aide de trois photographies prises au Sud de Nevers durant l'été.



Dans la moitié nord de la région on compte aussi quelques évènements marquants. En **Côte-d'or (21)**, des photos et vidéos témoignent du passage d'un individu en dispersion entre novembre et février. Dans l'**Yonne (89)**, malgré la mise en place de pièges-photographiques, le loup sédentarisé depuis 2018 est très peu détecté cette année. Seulement quelques clichés attestent de sa présence en novembre, décembre 2023 et plus récemment en août 2024. Enfin, à cheval entre la **Haute-Saône (70)** et le **Doubs (25)** un individu a été observé à plusieurs reprises entre août et octobre.

## Bretagne

L'unique territoire de la région avec présence d'individu sédentarisé est le massif des **Monts d'Arrée** situé dans le **Finistère (29)**. C'est dans cette zone qu'un individu mâle de lignée w1 est identifié (S83-109) en 2023. Il est à nouveau détecté en février 2024 suite à l'analyse génétique d'une déjection. Au mois d'octobre, la collecte d'indices a permis de mettre en évidence la présence d'un second individu (S92-089), lui aussi de lignée w1 sur le secteur. L'année 2024 est aussi marquée par les premiers constats de prédation sur des bovins (veaux et génisses) dans le département



Loup gris observé dans le Finistère (29). Image provenant d'un piège-photographique.  
Crédit : G. MAZO.

Dans le **Morbihan (56)**, Le cadavre d'un mâle lignée w1 (S86-202) est détecté en janvier 2024, vraisemblablement, imputable à une collision routière. Suite à cette mortalité, le foyer de prédation identifié sur les **Côtes-D'Armor (22)** et le **Morbihan (56)** cesse. Aucun autre indice n'est détecté sur ces départements au cours de l'année 2024.

## Centre-Val de Loire

Aucun signalement n'a été retenu sur la région Centre-Val de Loire lors de cette année de suivi.

## Grand Est

Le suivi réalisé par le réseau Loup-lynx met en évidence deux dynamiques distinctes au sein de la région Grand-Est.

D'une part des détections ponctuelles de l'espèce témoignent de passages furtifs d'individus dans la plupart des départements de la région, situation typique du front de colonisation qui voit passer des disperseurs.

D'autre part, la collecte d'indices de présence récurrente dans un secteur donné traduit l'installation durable d'individus. Actuellement des individus sédentarisés sont présents sur les **Hautes-Vosges (68/88)**, entre les **vallées du Rongeant et du Rognon (52)** et sur le secteur du **Chaourçois (10/89)**. Ces trois territoires sont occupés par des individus isolés, le suivi de l'été 2024 n'a pas mis en évidence de reproduction sur ces secteurs. Par ailleurs, deux secteurs sont sous surveillance accrue du réseau en raison d'une possible installation en cours d'un individu suggérée par la récurrence de données de présence depuis l'hiver 2023/2024. Les secteurs en questions sont ceux de la **Croix Scaille (08)** et des **vallées de l'Aire et de l'Ornain (55)**.

## Hauts-de-France

L'année a été plutôt calme. On note tout de même le premier constat de dommage classé LNE en janvier 2024 dans l'**Aisne (02)**. Ce dernier a mené à la mise en place d'une cellule de veille sur le département.

## Ile-de-France

Peu d'indices de présence ont été remontés au réseau sur la période de suivi. Parmi les quelques indices collectés, aucun n'est retenu pour le suivi, avec une grande majorité d'observation de chien-loup.

## Normandie

En février 2024 un loup a été percuté près du Havre en **Seine-Maritime (76)**. Il s'agissait d'un loup mâle de lignée germano-polonaise (S86-007) non connu en France mais présent dans les bases de données de nos voisins sous l'identifiant GW3229m. Il était né dans les Hautes-Fagnes à la frontière entre la Belgique et l'Allemagne.



Loup de lignée germano-polonaise (S86-007) percuté en Seine-Maritime (76).  
Crédit : OFB SD76

## Nouvelle-Aquitaine

La dynamique d'expansion spatiale du loup se poursuit en Nouvelle-Aquitaine avec deux départements supplémentaires concernés par une primo-détection, les **Deux-Sèvres (79)** en début d'année avec un seul indice de présence collecté puis la **Gironde (33)** à l'automne. Sur cette période, le réseau loup a permis la détection de l'espèce sur 8 départements sur les 12 que compte la région. En réponse à ces multiples détections sur la région, l'OFB a réagi et anticipé en accentuant la formation de correspondants du réseau et celle des agents chargés des constats.

Parmi les autres faits marquants relevés, quelques prédatons sur ovins attribuables au loup ont été constatées dans le sud-est du département de la **Vienne (86)** ainsi qu'un cas en **Charente-Maritime (17)** en octobre 2024.

Si ces données mettent clairement en évidence le positionnement de la Nouvelle-Aquitaine sur le front de colonisation de l'espèce, le **Béarn (64)** et **Plateau de Millevaches (19/23/87)**, territoires de présence du loup déjà identifiés depuis plusieurs années, sont toujours occupés par des individus sédentarisés sans reproduction.

Les trois départements de l'ex-région Limousin (19/23/87) sont à l'origine de la collecte de plus de 70 % du nombre d'indices retenus, très majoritairement sur le territoire du Plateau de Millevaches. Au cours du printemps puis de l'été, ont chronologiquement été identifiés en **Corrèze (19)**, un mâle de lignée germano-polonaise (w1, de génotype S89-030) et une louve issue de la population italo-alpine (w22, de génotype S90-012)). Déjà en 2023, un autre mâle lui aussi de lignée germano-polonaise (S85-006), avait été identifié et fait l'objet d'un tir de prélèvement.

## Occitanie

En Occitanie, la présence régulière du loup s'est renforcé sur la partie sud du massif central, jusqu'à la montagne noire avec notamment des premières meutes détectées en **Lozère (48)** : **Mont Lozère** en 2022 et **Mont Aigoual** en 2024. A noter qu'un individu victime d'un tir illégal en novembre 2023 sur ce territoire a été identifié par la génétique comme le plus vieux mâle connu au sein de la meute du Mont Lozère. La meute du Larzac qui s'était reproduit en 2022 n'a pas persisté.

Dans les **Pyrénées orientales (66)**, les territoires concernés par la présence de l'espèce restent globalement stables avec trois secteurs occupés par des individus sédentarisés. Ces secteurs sont identifiés depuis de nombreuses années maintenant, avec pour l'un d'entre eux une présence continue de loup depuis plus de 25 ans maintenant.

On constate également de nouvelles installations d'individus isolés notamment dans le **secteur du Lauragais (limite 31/11)**, dans le **Lot (46)**, **l'Aude (11)** (autour de Carcassonne) et sur la **côte catalane**. Certaines de ces installations s'inscrivent dans la durée, d'autres sont plus éphémères et la présence de l'individu est observée pendant quelques semaines ou quelques mois uniquement.

Par ailleurs, de nombreuses données ponctuelles indiquent que la région fait l'objet de passages réguliers de loups en dispersion, notamment en direction de l'Espagne où plus d'une dizaine d'individus de lignée italo-alpine ont été détectés entre 2022 et 2024.



Loup gris observé sur la commune de Lauragais dans le département de la Haute-Garonne (31). Image provenant d'un piège-photographique.

Credit : OFB SD31

## Pays de la Loire

L'activité lupine sur la région a été très calme puisqu'aucun des indices de présence remontés au réseau n'a pu être retenu (sur 31 indices, dont 23 étaient des carcasses de proie domestique).

## Provence-Alpes-Côte d'Azur

En PACA, deux départements sont encore en front de colonisation : les **Bouches-du-Rhône (13)** et le **Vaucluse (84)**. Si l'est de ces deux départements sont occupés depuis quelques années par des meutes installées, l'ouest n'était jusqu'à présent concerné que par des passages occasionnels. Un suivi estival était donc planifié dans certains secteurs de ces départements. C'est ainsi qu'une nouvelle meute a été détectée dans l'enclave des papes, d'abord grâce à un témoignage, confirmée par l'organisation de hurlements provoqués. Une opération a aussi été organisée dans le **massif des Alpilles (13)**, sans résultat, ne permettant donc pas d'attester d'une reproduction.



## CE QU'IL FAUT RETENIR

### Période concernée

Hiver 2023/2024 : du 1<sup>er</sup> novembre 2023 au 31 mars 2024.

Été 2024 : du 1<sup>er</sup> avril 2024 au 31 octobre 2024.



Couple de Loup gris observé en Savoie (73).

Credit : CHANUT B.

### Un protocole de suivi qui évolue

#### Ce qui change

- Une estimation **unique** de l'effectif produite en fin d'année : basée **sur la méthode CMR**.
- Un **renforcement** du suivi hivernal : mise place d'un **plan d'échantillonnage** et **augmentation des volumes analysables**.
- Une **évolution des protocoles de suivi** : suppression du suivi des ZPP en zone de présence historique.
- Plus de **transparence** des données du réseau : mise en place d'une cartographie des indices de présence consultable en libre accès sur [www.loupfrance.fr](http://www.loupfrance.fr).

#### Résultats

Estimation de l'effectif 2024 : entre **920** et **1 125** individus (moyenne de 1 013).

Taux de survie : **62 %** (2019-2024) : **baisse de la survie**.

**Tendance à la stabilisation de la population**

### Bilan d'un travail en réseau

#### Un réseau qui s'étend



**13** formations dispensées par les animateurs du réseau.  
**302** nouveaux correspondants formés.

#### Efficacité du réseau Loup-lynx



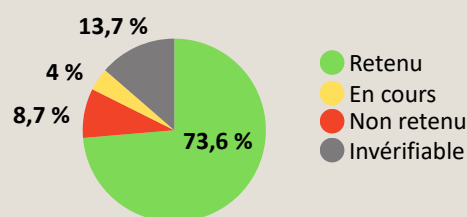
**987** correspondants ont contribué à la récolte des indices sur l'année de suivi 2024.

**8 583** indices remontés sur les **12** régions françaises.



**6 317** indices retenus sur **9** régions (73,6 %).

#### Fiabilité des indices collectés



Réseau Loup-lynx, Office français de la Biodiversité

### Quelques résultats génétiques

#### Décembre 2023

Loups de lignée w1 identifiés :

- S86-093 ; Isère (38)

Loup de lignée w2 identifié :

- S86-014 ; Saône-et-Loire (71)

#### Janvier 2024

Loups de lignée w1 identifiés :

- S86-093 ; Isère (38)
- S86-202 ; Morbihan (56)

Loup de lignée w2 identifié :

- S86-014 ; Saône-et-Loire (71)

#### Mars 2024

Loup de lignée w2 identifié :

- S86-014 ; Saône-et-Loire (71)

#### août 2024

Loup de lignée w1 identifié :

- S89-030 ; Corrèze (19)

#### Octobre 2024

Loups de lignée w1 identifiés :

- S89-030 ; Corrèze (19)
- S92-089 ; Finistère (29)

#### Février 2024

Loups de lignée w1 identifiés :

- S86-007 ; Seine Maritime (76)
- S86-093 ; Isère (38)
- S83-109 ; Finistère (29)

Loup de lignée w2 identifié :

- S88-036 ; Alpes-de-Haute-Provence (04)

#### Juillet 2024

Loup de lignée w1 identifié :

- S89-030 ; Corrèze (19)

#### Septembre 2024

Loup de lignée w1 identifié :

- S89-030 ; Corrèze (19)



**576** individus différents génotypés du 01/11/2023 au 31/03/2024



## Remerciements

Nous tenons à remercier tous les correspondants et observateurs qui alimentent et font vivre le réseau chaque année. Un grand merci également aux personnes nous autorisant à utiliser leurs photos pour illustrer les numéros de Loup flash info.

## Ont collaboré à ce numéro

**Directeur de rédaction** : Nicolas JEAN.

**Coordination du Loup flash info** : Fiona GAUMARD.

**Rédaction** : Elsa BARRANDON, Florie BAZIREAU, Delphine CHENESSEAU, Yann DE BEAULIEU, Samuel DEMBSKY, Christophe DUCHAMP, Régis GALLAIS, Tommy GAILLARD, Fiona GAUMARD, Gérald GOJON, Paul HUREL, Gaëlle JARDIN, Nicolas JEAN, Emmanuelle LATOUCHE, Nathalie PFEIFFER, Marie-Laure SCHWOERER, Julien STEINMETZ et Franck VARAGNAT.

**Cartographies** (réalisés avec QGIS version 3.34.7) : Fiona GAUMARD et Jessica BARBET.

**Graphiques** (réalisés avec Rstudio version 4.3.2 et Microsoft Excel) : Fiona GAUMARD.

**Conception graphique et mise en page** (réalisé avec Canva) : Fiona GAUMARD.

## Références bibliographiques

- Borg B.L., S. M. Brainerd, T. J. Meier, & L. R. Prugh. (2015). Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *J Anim Ecol* 84: 177–87.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12256>
- Brainerd, S.M., H. Andrén, E.E. Bangs, E.H. Bradley, J.A. Fontaine, W. Hall, Y. Iliopoulos, M.D. Jimenez, E.A. Joswiak, O. Liberg, C.M. Mack, T.J. Meier, C.C. Niemeyer, H.C. Pedersen, H. Sand, R.N. Schultz, D.W. Smith, P. Wabakken, & A.P. Wydeven. (2008). The Effects of Breeder Loss on Wolves. *The Journal of Wildlife Management*, 72: 89-98.  
<https://doi.org/10.2193/2006-305>
- Cassidy K. A., B. L. Borg, K. J. Klauder, M. S. Sorum, R. Thomas-Kuzilik, S. R. Dewey, J. A. Stephenson, D. R. Stahler, T. D. Gable, J. K. Bump, A. T. Homkes, S. K. Windels, & D. W. Smith. (2023). Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. *Front Ecol Environ* 2023; 21(8): 356–362.  
<https://doi.org/10.1002/fee.2597>
- Cassidy K. R., D. R. MacNulty, D. R. Stahler, D. W. Smith, & L. D. Mech. (2015). Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park, *Behavioral Ecology*, Volume 26, Issue 5, September–October 2015. Pages 1352–1360.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arv081>
- Chapron, G., S. Legendre, R. Ferrière, J. Clobert, & R.G. Haight. (2003). Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes rendus. Biologies*, 326(6), 575-587.  
[https://comptes-rendus.academie-sciences.fr/biologies/articles/10.1016/S1631-0691\(03\)00148-3/](https://comptes-rendus.academie-sciences.fr/biologies/articles/10.1016/S1631-0691(03)00148-3/)
- Creel, S., & J.J. Rotella. (2010). Meta-analysis of relationships between human offtake, total mortality and population dynamics of gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS one*, 5(9), e12918.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012918>
- Crone, El. E. (2001). Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity?. *Evolution*, 55(12), pp.2611-2614  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00773.x>
- Cubaynes S., R. Pradel, R. Choquet, C. Duchamp, J. M. Gaillard, J. D. Lebreton, E. Marboutin, C. Miquel, A. M. Reboulet, C. Poillot, P. Taberlet, & Gimenez, O. (2010). Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 24(2), 621–626.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01431.x>
- Cubaynes S., D. R. MacNulty, D. R. Stahler, K. A. Quimby, D. W. Smith, & T. Coulson. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *J Anim Ecol*, 83: 1344-1356.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12238>
- Drouet-Hoguet N., O. Gimenez, & C. Duchamp. (2020). Mise à jour des effectifs et paramètres démographiques de la population de loups en France : conséquences sur la viabilité de la population à long terme. OFB/CEFE-CNRS.  
[https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Note\\_MAJ-effectifs\\_Survie-VD.pdf](https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Note_MAJ-effectifs_Survie-VD.pdf)
- Duchamp C., G. Chapron, O. Gimenez, A. Robert, F. Sarrazin, R. Beudels-Jamar, & Y. Le Maho. (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.).  
<https://hal.science/hal-04783006/document>
- Duchamp C., O. Gimenez, & N. Drouet-Hoguet. (2023). Mise à jour de l'état de conservation de la population de loups en France en 2022 sous régime des tirs dérogatoires. Rapport de saisine interministérielle. OFB/CEFE-CNRS., France. 21 pages.
- Dumez R., I. Arpin, A. Hubert, M. Legrand, N. Lescureux, et al. (2017). Collective scientific report on the sociological, cultural and ethnological aspects of the wolf's presence in France. [Research Report] Muséum national d'Histoire naturelle.  
[https://hal.science/hal-03308112v1/file/esco\\_loup\\_shs\\_rapport\\_final\\_english\\_version.pdf](https://hal.science/hal-03308112v1/file/esco_loup_shs_rapport_final_english_version.pdf)
- Fuller T.K., L.D.Mech, J.F. Cochrane. (2003). Wolf population dynamics. In: Mech LD, Boitani L (eds) *Wolves. Behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 161–191
- Gimenez O. (2021). Comment compte-t-on les loups en France ? Une méthode scientifique fruit d'un partenariat de 15 ans entre le CNRS et l'OFB. fhal-03433910  
<https://hal.science/hal-03433910/file/note-information-compter-loup-gimenez.pdf>
- Haber, G. C. (1996). Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation biology*, 10(4), 1068-1081.  
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041068.x>
- Heppell, S.S., H. Caswell, & Crowder, L.B., (2000). Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, 81(3), pp.654-665.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0654:LHAEPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0654:LHAEPF]2.0.CO;2)

- Hulva, Pavel, *et al.* (2024). Genetic Admixture between Central European and Alpine Wolf Populations. *Wildlife Biology*, mars 2024, p. e01281.  
<https://doi.org/10.1002/wlb3.01281>
- Marescot L., R. Pradel, C. Duchamp, S. Cubaynes, E. Marboutin, R. Choquet, C. Miquel, & O. Gimenez. (2011). Capture–recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications* 21 : 2898-2907.  
<https://doi.org/10.1890/10-2321.1>
- Marescot L., O. Gimenez, C. Duchamp, E. Marboutin, & G. Chapron. (2012). Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecological Modelling* 232:91–96.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.017>
- Marucco, F., D.H. Pletscher, L. Boitani, M.K. Schwartz, K.L. Pilgrim, & J.D. Lebreton. (2009). Wolf survival and population trend using non-invasive capture–recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1003-1010.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01696.x>
- Marucco, F., L.M. Vucetich, R.O. Peterson, J.R. Adams, J.A. & Vucetich. (2012). Evaluating the efficacy of non-invasive genetic methods and estimating wolf survival during a ten-year period. *Conservation Genetics*, 13(6), 1611-1622.  
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10592-012-0412-4>
- Mech D. L. (1994). Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife. *Journal of Mammalogy*, 199-202.  
<https://doi.org/10.2307/1382251>
- Milleret C., C. Duchamp, & C. Gimenez. (2025). Mise à jour des estimations démographiques et des effectifs de la population de loups en France lors de l'hiver 2023/2024 (Doctoral dissertation, CNRS; OFB).  
<https://hal.science/hal-05016361v1/document>
- Musto, C., J. Cerri, M. Galaverni, R. Caniglia, E. Fabbri, M. Apollonio, M. & Delogu, M. (2021). Men and wolves: Anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01892.  
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01892>
- Oli, M. K., & F. S. Dobson. (2003). The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist*, 161(3), 422-440.  
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/367591>
- Pianka, E. R. (1970). On r-and K-selection. *The american naturalist*, 104(940), 592-597.  
<https://doi.org/10.1086/282697>
- Pilot, M., Branicki, W., Jędrzejewski, W. *et al.* (2010). Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evol Biol* 10, 104  
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-104>
- Pilot M, Dąbrowski MJ, Hayrapetyan V, Yavruyan EG, Kopaliani N, *et al.* (2014) Genetic Variability of the Grey Wolf *Canis lupus* in the Caucasus in Comparison with Europe and the Middle East: Distinct or Intermediary Population?. *PLOS ONE* 9(4): e93828.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093828>
- Pradel R., J. E. Hines, J.-D. Lebreton, & J. D. Nichols. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*:60–72.  
<https://doi.org/10.2307/2533097>
- Smith, D. W., E.E. Bangs, J.K. Oakleaf, C. Mack, J. Fontaine, D. Boyd, & D.L. Murray. (2010). Survival of colonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *The Journal of Wildlife Management*, 74(4), 620-634.  
<https://doi.org/10.2193/2008-584>
- Salvatori, V., & J. Linnell, J. (2005). Report on the conservation status and threats for wolf (*Canis lupus*) in Europe (p. 24). Brussels: Coucil of Europe.  
[https://www.researchgate.net/profile/JohnLinnell/publication/228641574\\_Report\\_on\\_the\\_Conservation\\_Status\\_and\\_Threats\\_for\\_Wolf\\_Canis\\_lupus\\_in\\_Europe/links/00b7d51a339d841cd\\_a000000/Report-on-the-Conservation-Status-and-Threats-for-Wolf-Canis-lupus-in-Europe.pdf](https://www.researchgate.net/profile/JohnLinnell/publication/228641574_Report_on_the_Conservation_Status_and_Threats_for_Wolf_Canis_lupus_in_Europe/links/00b7d51a339d841cd_a000000/Report-on-the-Conservation-Status-and-Threats-for-Wolf-Canis-lupus-in-Europe.pdf)
- Sunde, P., S. Collet, C. Nowak, P.F. Thomsen, M.M. Hansen, B. Schulz, & Olsen, K. (2021). Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany. *Conservation Letters*, 14(5), e12812.  
<https://doi.org/10.1111/conl.12812>
- Suutarinen, J., & I. Kojola. (2017). Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation*, 215, 11-18.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.031>
- Tsuda, K., Kikkawa, Y., Yonekawa, H., & Tanabe, Y. (1997). Extensive interbreeding occurred among multiple matriarchal ancestors during the domestication of dogs: evidence from inter- and intraspecies polymorphisms in the D-loop region of mitochondrial DNA between dogs and wolves. *Genes & genetic systems*, 72(4), 229–238.  
<https://doi.org/10.1266/ggs.72.229>
- Valière N. (2002). Amélioration et optimisation des méthodes non-invasives et des marqueurs microsatellites en Biologie des Populations et de la conservation. Thèse doctorat Laboratoire LBBE - Université Lyon1. 101 p  
<https://theses.fr/2002LYO10075>
- Valière N., L. Fumagalli, L. Gelly, C. Miquel, B. Lequette, M. Poulle, J. Weber, R. Arlettaz, & P. Taberlet. (2003). Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Anim Conserv* 6:83–9  
<https://doi.org/10.1017/S1367943003003111>
- Van de Kerk, M., H. de Kroon, D.A. Conde, & E. Jongejans. (2013). Carnivora population dynamics are as slow and as fast as those of other mammals: implications for their conservation. *PloS one*, 8(8), e70354.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070354>
- Wallach, A. D., I. Izhaki, J.D. Toms, W.J. Ripple, & U. Shanas. (2015). What is an apex predator?. *Oikos*, 124(11), 1453-1461.  
<https://doi.org/10.1111/oik.01977>
- Wayne, R. K., & vonHoldt, B. M. (2012). Evolutionary genomics of dog domestication. *Mammalian genome : official journal of the International Mammalian Genome Society*, 23(1-2), 3–18.  
<https://doi.org/10.1007/s00335-011-9386-7>
- Williams, P. J., C. Schroeder, & P. Jackson. (2020). Estimating reproduction and survival of unmarked juveniles using aerial images and marked adults. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 25(2), 133-147.  
<https://doi.org/10.3390/ani13111735>
- Woodroffe, R., & J.R. Ginsberg. (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280(5372), 2126-2128.  
<https://doi.org/10.1126/science.280.5372.2126>