

L'estimation des effectifs de loups en France : la génétique et les mathématiques au secours de la biologie !

L'énumération directe et exhaustive du nombre de loups présents est impossible

A- Les bases de la méthode mise en oeuvre

Comme pour toutes les espèces d'animaux sauvages, l'énumération directe et exhaustive du nombre de loups présents est impossible faute de méthode adéquate disponible. Par exemple, l'application de techniques de « comptage à vue » nécessiterait des efforts d'échantillonnage irréaliste (surveiller quasiment chaque km² de l'aire de présence) et conduirait à des biais de sous- ou de sur-estimation non maîtrisables. Le suivi de l'expansion de l'espèce, du développement de ses effectifs, et la caractérisation de son statut de conservation, s'appuient donc sur le recueil d'indicateurs, complémentaires les uns des autres, dont les variations sont plus ou moins corrélées à celles des vrais effectifs. On dispose de trois catégories d'indicateurs : le nombre de communes avec au moins un indice de présence confirmé de l'espèce, le nombre de zones de présence permanentes (ZPP) et leurs effectifs minimums retenus (EMR), et le nombre de signatures génétiques individuelles détectées. L'évolution de chacun de ces indices est une représentation partielle de la réalité qu'elle participe à décrire (évolution spatiale ou numérique), puisque aucun de ces indicateurs n'est exhaustif (on ne détecte pas tous les animaux, la probabilité de détection des indices étant inférieure à 1).

La méthode internationale de référence, élaborée pour ses premières versions depuis maintenant plusieurs décennies, et utilisée pour diminuer le biais de sous-estimation (du à une probabilité de détection < 1) ou de sur-estimation (du à une probabilité de survie < 1) fait appel aux estimations dites par « **capture-marquage-recapture** » (**CMR**). Historiquement développée par exemple dans les cas des oiseaux bagués lors d'une première capture aux filets, puis recapturés ultérieurement lors d'autres sessions de capture, cette démarche s'applique aussi désormais à des formes plus « virtuelles » de marquage et re-capture comme le suivi dans le temps de la détection des signatures génétiques des mammifères.

Dans le cas du loup, c'est la signature génétique identifiée dans les excréments récoltés sur le terrain qui sert de mar-

quage individuel. Le tableau ci-dessous, extrait de l'ensemble des données disponibles, illustre que toutes les signatures génétiques ne sont pas détectées chaque année, voire même qu'elles peuvent ne l'être que très rarement, une seule fois par exemple.

Dans ces exemples, on a détecté la signature du loup A de 1995 à 1999; celle du loup B seulement en 1998, 1999, pas en 2000, puis à nouveau en 2001; celle du loup C seulement en 1998; celle du loup D en 1998, pas en 1999, pas en 2000, mais à nouveau en 2001...etc. On voit bien que des animaux peuvent être vivants et pas détectés (cas du loup B en 2000, du loup D en 1999 et 2000). Cela illustre que le système de suivi de l'espèce opère avec une probabilité de détection inférieure à 1. Inversement, quand un animal n'est détecté qu'une seule fois, on peut se demander s'il est mort par la suite, ou simplement si sa signature génétique n'a pas encore été retrouvée. C'est là tout l'avantage des méthodes de CMR que de pouvoir d'abord estimer les probabilités de survie et de re-capture, puis d'incorporer leurs valeurs dans les équations permettant de calculer les effectifs réels de la population. Différentes structures de modèles mathématiques sont disponibles, parmi lesquelles les plus élaborées, permettent même de considérer le fait que toutes les signatures génétiques n'ont pas la même probabilité d'être retrouvée. Ce sont ces modèles de dernière génération qui ont été appliqués au jeu de données « loup », prenant ainsi en compte les possibles mouvements d'animaux (en dehors du dispositif de suivi par exemple) et/ou les dépositions non aléatoires des crottes par les loups pour marquer leur territoire. En effet, ces deux types de facteurs peuvent expliquer des différences entre des animaux retrouvés très régulièrement et des animaux retrouvés par exemple une seule fois en 8 ans.

B- Les différents types de résultats des analyses CMR:

B-1. Evolution des effectifs moyens calculés :

L'estimation des effectifs réalisés sur les données françaises, ont été calculées par trimestre, la dernière valeur (arrondie à une moyenne de 59 loups) correspondant à l'effectif obtenu durant l'automne 2001. Sur ce même graphique, ont été reportés les effectifs obtenus par pistage hivernal (EMR sur ZPP, symboles ronds et grisés).

A la différence de l'EMR qui donne le nombre minimum d'animaux résidant uniquement sur les ZPP, l'estimation par CMR prend, elle, en compte l'ensemble des signatures génétiques détectées sur toute l'aire de répartition de l'espèce, et, de plus, elle pondère les données par le fait que la probabilité de détecter un loup est inférieure à 1 (que ce soit des animaux dans ou hors des ZPP). Il est donc logique que les effectifs CMR soient supérieurs aux effectifs EMR comme indiqué dessus.

	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Loup A	1	1	1	1	1	0	0
Loup B	0	0	0	1	1	0	1
Loup C	0	0	0	1	0	0	0
Loup D	0	0	0	1	0	0	1
Loup E	0	1	1	1	1	1	1
Loup F	0	1	1	0	0	0	0

Tableau 1 : Représentation d'un tableau de CMR. Chaque « 1 » signifie que l'on a détecté le loup correspondant en ligne durant l'année donnée en colonne ; chaque zéro signifie que l'on n'a pas détecté l'animal considéré l'année en question

B-2. Estimation et interprétation des intervalles de confiance :

Définition théorique: on appelle intervalle de confiance tout couple de valeurs qui encadre la valeur moyenne estimée avec un risque d'erreur associée connu. Par exemple, un intervalle à 90% serait constitué de deux valeurs extrêmes (min. et max.) dont on est sûr qu'elles encadrent la vraie valeur du paramètre mesuré – ici l'effectif de loup – avec un risque de se tromper de seulement 10%. Habituellement, en statistiques, on accepte un risque d'erreur de seulement 5%, et on calcule donc des intervalles de confiance à 95%.

Interprétation théorique : l'intervalle de confiance est, en quelque sorte, une expression de la précision de la valeur moyenne estimée : plus cet intervalle sera étroit, meilleure sera la précision de cette moyenne ; plus il sera large, moins bonne sera cette précision, et plus il sera difficile, par exemple, de détecter de façon statistiquement significative des petits changements entre valeurs moyennes (par exemple détecter des petites variations entre effectifs annuels successifs de la population de loups).

« Mesinterprétation pratique » : une fausse interprétation de l'intervalle de confiance serait de dire que la vraie valeur de la moyenne pourrait tout aussi bien être le minimum de l'intervalle ou son maximum. Dans le cas des résultats présents, il serait ainsi tout simplement faux de dire que les effectifs estimés en automne 2001 ne sont pas de 59, mais pourraient tout aussi bien être soit de 27 soit de 102 . En effet, c'est quand même de loin et fort logiquement, la valeur moyenne qui a la plus forte probabilité d'être la vraie valeur.



Collecte d'excréments à destination d'un typage génétique
Photo : Y. Léonard

Figure 1 : Estimation des effectifs hivernaux par la méthode CMR à partir des typages génétiques français. (Les points représentent l'indice de tendance EMR issu du suivi hivernal

B-4. Projection à l'automne 2004 :

L'intérêt de la méthode CMR est avant tout de fournir de meilleures estimations - sur les plans statistique et biologique – des effectifs, mais aussi d'avoir ainsi un indicateur de tendance d'évolution au cours du temps qui soit une référence.

Actuellement les résultats des typages génétiques des excréments collectés en 2002 et 2003 sont en cours d'obtention (suite à la remise en route de la procédure d'analyses génétiques en avril 2004). Ceux de 2004 ne seront pas disponibles avant fin 2005, **et il en sera de même chaque année à venir (données de l'année n disponibles seulement à la fin de l'année n+1)**. Il n'est donc pas possible par modélisation CMR d'aller actuellement au-delà des estimations de l'automne 2001 (59 animaux, IC 95% : [27,102]). Sur la figure précédente, on voit qu'à l'échelle de l'arc alpin, les variations d'EMR sont, dans une certaine mesure, corrélées à celles de l'effectif total de loups. On peut donc essayer de faire des scénarios de croissance de la population de loups, entre fin 2001 et fin 2004, scénarios qui n'offrent évidemment pas la même garantie de robustesse statistique que les estimations CMR. La croissance moyenne des EMR sur les 3 dernières années étant de 12%, on aurait environ 80 individus en automne 2004.

Dans tous les cas, il n'y a pas d'intervalle de confiance disponible. La seule chose actuellement certaine est que, alors qu'entre 1999 et 2001 tous les autres indicateurs de suivi étaient « stables », reproduisant en cela les faibles variations d'effectifs estimés par CMR, ces mêmes indicateurs montrent une évolution positive entre 2001 et 2004 (EMR, nombre de ZPP, nombre de communes avec indices loup probants).

Eric MARBOUTIN/ Coordinateur équipe loup/Lynx - ONCFS

