

01/10/2019

ONCFS

# Evaluation d'une métrique de suivi de l'état de conservation de la population de loups en France

PLAN NATIONAL ACTION LOUP 2018-2023 - ACTION 4.1



Christophe Duchamp (1) ; Olivier Gimenez (2) ; Oksana Grente (1,2) ;  
Nolwenn Drouet-Hoguet (1) & Murielle Guinot-Ghestem (1)

(1) Office National de la Chasse et de la Faune sauvage –  
Direction Recherche et Expertise - Unité Prédateurs et  
Animaux Déprédateurs

*Réf interne : Note Technique 2019-20*

(2) CNRS - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

## Résumé

1. **La population de loups en France est suivie annuellement par une combinaison de métriques (indicateurs) et de méthodes évaluées par les différents audits nationaux et internationaux comme une des plus complètes et efficaces en Europe.** Son déploiement à l'échelle nationale permet ainsi de (i) cartographier l'occupation territoriale et sa progression, (ii) estimer les effectifs assortis d'un intervalle de confiance tenant compte de la détectabilité imparfaite des animaux et (iii) mesurer les changements de croissance annuelle de la population.
2. **La taille et l'étendue de la population de loups actuelle autorisent** un questionnement pour réviser les métriques actuelles vers des alternatives prenant en compte (i) la densification géographique des groupes sociaux ; (ii) les caractéristiques des territoires hors Alpes qui impactent le suivi de la population, et (iii) l'adéquation des moyens humains et financiers au besoin de gestion de cette espèce.
3. **Après étude bibliographique, 5 options de révision des métriques ont été dégagées :**
  - a. Par des enquêtes participatives : méthode « espagnole » ;
  - b. Par concaténation de cas d'expériences sur des sites pilotes et extrapolation : méthode « italienne » ;
  - c. Par le recensement des groupes sociaux (au lieu des individus) : méthode « scandinave option 1 » ;
  - d. Par mesure des tailles de populations spatialisées par suivi génétique intensif : « méthode scandinave option 2 » ;
  - e. Par une mesure de l'occupation territoriale des animaux indicatrice de la tendance démographique : méthode « américaine ».

Une analyse de ces méthodes amène à mesurer **un rapport coût/bénéfice** de chacune d'elles.
4. **Ce rapport est a priori défavorable** aux méthodes espagnoles et scandinaves à cause de l'augmentation de moyens humains et financiers nécessaires pour collecter les données à grande échelle et distinguer les meutes contigües.
5. Dans tous les cas, l'adoption **d'une métrique spatiale** (cartographique) basée sur la modélisation des processus écologiques d'occupation et d'extinction/colonisation, en prenant en compte le problème de détection imparfaite de l'espèce, apparaît comme l'indicateur qui présente le rapport coût/bénéfice le plus intéressant. Une collaboration avec les équipes américaines, engagées dans cette même voie, est étudiée.
6. Cette évolution des métriques et donc des méthodes vers la méthode américaine suppose d'identifier **les liens entre les changements de distribution géographique et les changements démographiques** de cette espèce territoriale. Divers **tests visant à évaluer la robustesse et la sensibilité de ces liens** sont prévus. Ceci est important pour assurer la capacité de la métrique proposée à détecter les changements de tendance démographique, **notamment en regard des actions de gestion de la population**. La métrique devra être capable d'absorber également **la diversité des nouveaux secteurs de colonisation**. La complémentarité de la **mise à jour** annuelle de la métrique proposée, avec des mises à jour plus espacées de paramètres démographiques et génétiques précis, devra être évaluée.
7. Le cadre de la thèse co-dirigée ONCFS-CNRS en cours (2018-2021) sera un des supports utilisés pour réaliser ces tests. Le **calendrier** des étapes vise une mise en production expérimentale de cette nouvelle métrique en **mars 2021 si ces tests sont concluants**. Une **période de tuilage** entre les métriques actuelles et la métrique testée devra être observée, d'autant plus importante que le protocole de gestion de la population évolue fortement ces dernières années.
8. Cette perspective de changement de métrique nationale suppose donc d'enclencher également une **révision du protocole de gestion de l'espèce**, qui repose actuellement en partie sur l'estimation des effectifs. Nous préconisons un protocole de gestion qui s'inscrit dans un cadre d'une **gestion adaptative ayant pour objectif la réduction des conflits** (cf. réponse ONCFS-MNHN à la saisine « post 500 loups » de janvier 2019.)

## Support

### PLAN NATIONAL D'ACTION 2018-2023 SUR LE LOUP ET LES ACTIVITES D'ELEVAGE

#### AXE 4 - LE SUIVI BIOLOGIQUE DU LOUP

|  |    |
|--|----|
| ACTION 4.1 Poursuivre et adapter le suivi biologique de l'espèce en renforçant sa contribution à une meilleure maîtrise de la prédation .....  | 60 |
| ACTION 4.2 Suivre l'hybridation dans la population de loups .....  | 63 |
| ACTION 4.3 Encourager la mixité des acteurs au sein des correspondants chargés de la collecte des indices de présence, notamment en favorisant l'accès aux éleveurs et chasseurs ..... | 64 |

## Etat des lieux

### Le système de monitoring actuel

Un suivi démographique et géographique de la population de loups de sa distribution est réalisé à large échelle par un réseau multipartenaire de correspondants formés, réseau animé et coordonné par l'ONCFS (le réseau Loup-Lynx). Ces correspondants de terrain sont répartis sur le territoire national avec un maillage départemental pour détecter la présence de l'espèce (Réseau loup lynx 2018<sup>1</sup>). Deux niveaux de suivi sont réalisés de manière séquentielle (Duchamp et al 2012) pour le déploiement de l'effort avec :

(1) un relevé opportuniste d'indices de présence soumis à validation systématique qui permet de détecter la présence et la formation de groupes territoriaux, dont les zones de présence permanente (ZPP) ;

(2) un suivi hivernal et estival par prospection active dans les ZPP préalablement détectées pour mesurer la composition des groupes ainsi que les paramètres démographiques.

Une combinaison d'outils est mobilisée pour le relevé d'indices de présence et pour leur validation, par un dispositif de validation technique systématique et uniforme de chaque fiche indice. Les dispositifs de prospection estivale par points échantillons (hurlements provoqués) ou hivernal par transects-échantillons (relevé de traces ou dispositifs piégeage-photo) permettent de détecter les entités reproductrices et mesurer les tailles de groupes minimales dans les ZPP, ce sont les « effectifs minimaux retenus » (EMR). Ce sont deux métriques actuelles de l'état de la population.

Parmi les outils mobilisés, un dispositif conséquent de suivi génétique non-invasif d'ADN, >800 échantillons annuels relevés sur les excréments, poils, urines, sang ou tissus, complète le bilan de l'état de conservation de l'espèce (Duchamp et Quenette 2005, Miquel et al 2006, Duchamp et Queney 2019). Les profils ADN individuels, issus du génotypage par 6 puis 10 puis 13 et aujourd'hui 22 marqueurs microsatellites, permettent d'établir les histoires de vie individuelles et de calculer les probabilités de détection vs non détection *i.e.* le risque de ne pas détecter un individu pourtant présent. Un panel de modèles démographiques basé sur les processus de Capture-marquage-recapture (CMR) est développé « sur mesure » (Cubaynes et al 2010, Rouan et al 2013) pour modéliser les taux de survie et *in fine* estimer les effectifs de la population française et leur intervalle de confiance qui prend en compte les hétérogénéités de détection selon les individus (Marescot et al 2011, 2012, Duchamp et al 2017). Cette métrique permet de mettre à jour annuellement en sortie d'hiver la tendance d'évolution de la population (Réseau loup lynx 2019).

Ces métriques ne sont en revanche pas spatialisées en raison de l'impossibilité de normer le processus de récolte des échantillons à large échelle sur cette espèce cryptique, vivant sur de larges territoires (>200 km<sup>2</sup>) et en faible

<sup>1</sup> Réseau loup lynx 2018 : <https://www.loupfrance.fr/suivi-du-loup/reseau-loup-lynx/>

densité (<3 ind / 100 km<sup>2</sup>). Ses capacités de mouvements de dispersion importants (>100 km) rendent inadaptées les applications d'un protocole de récolte spatialisé tel qu'il serait possible de le faire sur des sites de référence ciblés. Ainsi, et sauf augmentation substantielle de l'effort de terrain déjà élevé, un tel dispositif « d'école » engendrerait de nombreuses sorties infructueuses, eu égard aux densités et faibles probabilités de détection d'un indice de présence ADN dans le paysage (crottes, poils, tissus, urine).

Les métriques spatiales sont donc développées en parallèle, au travers de cartographies de présence régulière vs occasionnelle de l'espèce. Une modélisation de la distribution de l'espèce utilisant les derniers modèles d'occupation dynamique (Louvrier et al 2017) a été adaptée aux données de suivi opportunistes (c.-à-d. les données du réseau ici valorisées). La distribution et les attributs socio-professionnels de chaque correspondant du réseau servent à modéliser *a posteriori* le processus d'effort de prospection. Les probabilités de détection/non détection, ainsi que les apports des différentes classes d'indices récoltés corrigent les cartographies de la probabilité de présence de l'espèce comparativement à une cartographie « naïve » des observations brutes (Louvrier et al 2018). Ces cartographies annuelles permettent de mesurer la tendance d'évolution de la distribution de l'espèce sur un maillage communal ou une grille normée (grille européenne 10\*10 cf. site [Carmen<sup>2</sup>](#)), paramètre prépondérant de la démographie de cette espèce territoriale stricte (Mech et Boitani 2003) en concurrence permanente avec ses congénères (Cassidy et al 2015). Les résultats montrent en revanche un faible pouvoir prédictif à long terme des lieux futurs de colonisation de l'espèce et demandent un ajustement dynamique régulier des modèles avec les nouvelles données en présence, sur le schéma de la gestion adaptative.

Il est à noter que le système de suivi actuel ne sous-échantillonne - ni spatialement, ni temporellement - les zones à prospecter, ni même les indices à expertiser. Tout le territoire national est prospecté *a minima* par les agents de l'ONCFS dans l'exercice de leurs missions. Le déploiement du réseau Loup-Lynx permet une prospection plus intense sur les départements de présence connue du loup. Tous les indices collectés sont expertisés, et les analyses génétiques sont menées, jusqu'à un seuil maximal d'échantillons par meute, conséquent, et dans la limite de l'enveloppe financière disponible, en tenant compte des priorités suivantes : les échantillons provenant des dépouilles et les échantillons provenant de zones pas encore ou nouvellement colonisées par le loup. L'aire de répartition du loup s'étendant, elle engendre une augmentation permanente des moyens financiers ainsi que des moyens humains en terme de formation de nouveaux correspondants, prospection, traitement des indices collectés, analyses et valorisation des résultats.

#### *Quelques chiffres du système de suivi actuel*

- 40 départements de présence connue du loup
- plusieurs dizaines d'ETP ONCFS/an
- ~4000 correspondants du réseau Loup-Lynx
- une dizaine de formations chaque année, ~200 nouveaux correspondants par an
- une dizaine de réunions de restitution locales chaque année
- >2000 indices traités chaque hiver, 3500 chaque année
- 150 k€ d'analyses génétiques/an

#### Les audits d'évaluation successifs

---

Trois audits principaux ont été réalisés sur la capacité du système de suivi français à renseigner l'état de conservation de l'espèce :

- *Conseil scientifique ONCFS (2007)* : validation du principe de travail en réseau multipartenarial, prise en compte de la détectabilité imparfaite des individus (réalisé par Cubaynes et al 2010, Rouan et al 2013), prise en compte des intervalles de confiance et de l'hétérogénéité de la CMR (réalisé par une augmentation significative des volumes d'indices, par l'évaluation de la qualité des génotypes par l'intégration de l'indice qualité de l'analyse

---

<sup>2</sup> <http://carmen.carmencarto.fr/38/Loup.map>

génétique IQ, et introduction d'un modèle hiver-centré), sensibilité des taux de croissance et validation de leur calibration (contrôle *a posteriori* et ajustement lors de chaque période de calibration de la CMR), évaluer l'option de réaliser une analyse de viabilité de population (PVA « population viability analysis») vs proposer un cadre de gestion adaptative (voir Duchamp et al 2017 pour une évaluation de PVA démographique et génétique), sensibilité des bilans géographiques aux types d'indices recueillis.

- *Lieberg O. (2012)* : Évalue le système de monitoring français « parmi les plus complets et détaillés d'Europe, utilisant tous les outils spécifiques de façon complémentaire ». Il souligne les limites de mesure de l'indicateur EMR dans les zones sans neige (compensé partiellement par piégeage photographique mais c'est un outil présentant une probabilité de détection des groupes entiers trop imparfaite. Une alternative est trouvée par Louvrier et al (2017) via les caractéristiques socio-professionnelles des correspondants pour mesurer un proxy de l'effort de prospection. Ce proxy convient spatialement, mais pas quantitativement). Il suggère d'améliorer la vitesse d'exécution des analyses génétiques et donc les analyses CMR afférentes (ce point a pu être amélioré à partir de 2017, le marché public précédent étant défaillant).

- *CGAER et EDD (2019)* : mission de parangonnage européen des PNA intégrant une évaluation comparative des méthodes de suivi du loup en Europe. A ce jour, nous sommes en attente du rapport ; nous nous basons donc sur une présentation qui en a été faite par les auteurs lors du Groupe national Loup (GNL) du 28 mai 2019. Le rapport souligne l'importance de « préciser les mesures de l'état de conservation en répondant à la question de l'échelle géographique et en œuvrant à l'obtention d'une base internationale commune ».

Chacun de ces audits a relevé la performance du système français dans sa stratégie de suivi de la population de loup (Duchamp et al 2012). Ce système est aujourd'hui exporté dans de nombreux pays européens, notamment ceux en phase de colonisation, comme dernièrement en Belgique. A chaque étape ont été soulevés les points de faiblesse potentielle.

Ces points ont été pris en compte par notre équipe, soumis à des tests de sensibilité et pour la plupart corrigés avec succès dans le cadre des plans nationaux d'actions (PNA) successifs :

- Ainsi, l'objectif du PNA 2004-2008 était de promouvoir le mode de collecte de type réseau multipartenarial pour une surveillance de l'aire de présence du loup en « temps réel » et asseoir des estimations d'effectifs par l'élaboration des premiers modèles CMR (Cubaynes et al 2010).
- Ensuite, le plan 2008-2012 visait à corriger les biais de détection imparfaite, à améliorer les mesures du taux de croissance de l'espèce et à dimensionner son utilisation dans un cadre de gestion adaptative (Marescot et al 2012, 2016).
- Plus récemment, le plan 2013-2017 visait à améliorer la vitesse d'exécution des analyses et des productions (génétiques entre autres) et l'adaptation des indicateurs à la colonisation hors Alpes par la modélisation de la croissance géographique de l'espèce (Louvrier et al 2017, 2018). L'expertise collective s'est attachée, à l'aube du nouveau plan 2018-2023, à présenter une prospective sur le devenir (viabilité, démographie et colonisation) de la population de loups à l'horizon 2023 sous divers scénarios de gestion (Duchamp et al 2017).

L'ensemble de ces thématiques visaient à chaque étape un affinement des données et des méthodes pour documenter les métriques, dans le but de mieux comprendre le système, et éclairer le processus de décision de gestion de l'espèce en connaissance de cause.

## De l'opportunité d'évoluer vers un nouveau système de suivi

---

La colonisation du loup est documentée en expansion aussi bien spatialement que numériquement (Duchamp et al 2017, Réseau Loup-Lynx 2019). Cette progression démographique et territoriale implique, pour les indicateurs (métriques) de suivi actuels, la nécessité toujours plus importante de déployer des moyens humains et financiers qui atteignent maintenant leurs limites. Il convient aujourd'hui d'adapter les métriques actuelles de suivi de la population de loup afin qu'elles puissent être déployées à des échelles de plus en plus en plus larges (faisabilité

technique et financière) tout en demeurant robustes pour détecter avec suffisamment de réactivité une dégradation de l'état de conservation de l'espèce, protégée par la réglementation nationale et européenne.

## L'enjeu : concilier les objectifs de connaissance et de gestion et la faisabilité opérationnelle de métriques robustes et fiables

### Quels besoins pour assurer un diagnostic fiable de l'état de conservation *sensu* la DHFF ?

La question des pré-requis auxquels doit répondre un nouveau système de suivi se pose d'un point de vue juridique. En effet, la Directive Habitat Faune Flore (DHFF, [European Commission, 1992](#)<sup>3</sup>) requiert (Art. 2) que les Etats membres conservent ou fassent évoluer les populations vers un **état de conservation favorable**. La DHFF définit la notion d'état de conservation des populations d'espèces strictement protégées ainsi (Art. 1, h, i) :

« l'effet de l'ensemble des influences qui, agissant sur l'espèce, peuvent affecter à long terme la répartition et l'importance de ses populations sur le territoire visé à l'article 2 [c'est à dire : " le territoire européen des États membres où le traité s'applique."]

La qualification d'état de conservation « favorable » (favorable conservation status FCS) mentionne explicitement les objectifs des mesures complémentaires requises (Art. 1er, h, i) :

« L'état de conservation [d'une espèce] sera considéré comme « favorable », lorsque :

— les données relatives à la dynamique de la population de l'espèce en question indiquent que cette espèce continue et est susceptible de continuer à long terme à constituer un **élément viable** des habitats naturels auxquels elle appartient

et

— **l'aire de répartition** naturelle de l'espèce ne diminue ni ne risque de diminuer dans un avenir prévisible

et

— il existe et il continuera probablement d'exister un **habitat** suffisamment étendu pour que ses populations se maintiennent à long terme »

Comme l'indique Trouwborst et collègues (2017), cette définition est assez claire, comparativement à d'autres définitions réglementaires européennes, y compris dans le domaine de la conservation écologique. Ceci étant, cette notion de FCS est une notion légale (définie par la loi), mais qui ne peut être comprise qu'en référence à des concepts biologiques et écologiques. Ces concepts biologiques et écologiques à leur tour appellent une évaluation réglementaire et politique (Epstein 2016). Par exemple : qu'est-ce qu'un élément viable ? Que sont les habitats naturels ? Qu'est-ce que le long terme ? Quelles sont les valeurs de référence (favorable reference values, FRV) à considérer pour évaluer l'augmentation ou la diminution des caractéristiques de la population ? Le processus de suivi et les outils à mobiliser ne sont pas explicités, ni la finesse du grain de la mesure qui doit être employée pour mesurer les 3 composantes de la définition.

Par ailleurs, pour le loup en particulier, des notions sont à nuancer. La notion d'habitat favorable par exemple, pour une espèce comme le loup, très plastique sur le plan comportemental et capable de s'adapter à une importante diversité d'environnements y compris anthropisés, ne semble pas une composante restrictive de la dynamique de l'espèce (Milanesi et al 2016, Carter et Linnell 2016). Cette composante « habitat favorable »

<sup>3</sup> [https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index\\_en.htm](https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index_en.htm)

représente, en revanche, un intérêt en matière de compréhension des mécanismes de colonisation (Eriksson et Delerum 2018 ; Louvier et al 2017).

Plusieurs documents permettent de mieux appréhender ces questions, que ce soient des documents qui engagent réglementairement comme les arrêts de la cour de justice européenne (e.g. C-342/05 *Commission v Finland*, ECR I4713 ; C-383/09 *Commission v France*, ECR I-4869), ou d'autres qui conseillent les Etats membres comme les lignes directrices, générales ou plus particulièrement centrées sur les grands prédateurs (European Commission 2006, Linnell et al 2008, Evans et Arvela 2011, Bijlsma et al 2019). Certains de ces documents élargissent la liste des points à réunir pour présenter un FCS (European Commission 2006, Linnell et al 2008 par exemple). Ceci dit, l'esprit de la DHFF, confirmé par les jugements de la cour de justice européenne, fait ressortir l'intérêt de systèmes de suivi solides et réalisables qui combinent le réalisme de mise en œuvre sur le terrain avec le véritable souci d'atteindre les objectifs juridiques de la DHFF, ces systèmes devant permettre aux États membres de respecter de manière vérifiable (rapportage *sensu* Art. 17 de la DHFF) leurs obligations concernant les grands carnivores (Trouwborst et al 2017).

La France héberge une population lupine qui se situe aujourd'hui au-delà des seuils minima requis pour assurer sa viabilité démographique à moyen terme, même en cas de stabilisation de la population (Duchamp et al 2017). L'Etat a mis en place un plan national d'action et les outils de gouvernance associés pour implémenter des actions lisibles par Bruxelles, comprenant le suivi de la population et l'annonce de l'évolution des métriques, et a mis en place un système de rapportage de l'état de conservation des populations. Dans ce contexte juridique, jurisprudentiel et biologique, il semble que le système de suivi français puisse évoluer, tant qu'il reste à même de renseigner :

- (1) **L'aire de répartition** et la **tendance d'évolution de la population** au sein de cette aire de répartition. Elles peuvent être mesurée au grain et à la fréquence les plus adaptés à la biologie de l'espèce pour mesurer sans biais les changements de dynamique (à la hausse comme à la baisse) avec des incertitudes « acceptables » pour la prise de décision.
- (2) **La viabilité de la population**, entendue comme un seuil minimum du FCS (2011 Guidelines). Elle doit pouvoir être contrôlée sur des pas de temps réguliers, au travers de mises à jours régulières des paramètres démographiques de survie et de natalité, et des paramètres génétiques et de connectivité, surtout si les règles de gestion de la population changent au cours du temps.

## Quels besoins pour la gestion de la population de loups et des dégâts aux troupeaux ?

---

La question des pré-requis auxquels doit répondre un nouveau système de suivi se pose également pour les gestionnaires. En effet, face aux enjeux économiques et sociaux des dégâts aux troupeaux, des changements de règles de gestion ont été politiquement actés par une augmentation significative du nombre de loups prélevés chaque année (passant de 10-12 % de l'effectif CMR en 2018 à 17-19% en 2019). D'un côté, face à ces règles de gestion évolutives et de plus en plus importantes, d'aucuns pourraient requérir un système de plus en plus fin et réactif pour mesurer l'impact de ces mesures sur l'état de conservation de la population de loups. De l'autre côté, la population de loup grandissante - aujourd'hui au-delà des seuils minima de viabilité évoqués ci-avant – laisse à penser que l'évaluation de son état de conservation requiert moins de finesse dans le grain qu'une petite population.

Un compromis est à trouver entre ces deux extrêmes, avec un objectif important : **la capacité à intégrer un dispositif de gestion qui évolue par apprentissage, c'est à dire un cadre adaptatif** (*sensu* Walters 1978, voir Marescot et al 2013, Williams et Brown 2014, Duchamp et al 2017), qui parvienne à prendre en compte **l'incertitude des résultats scientifiques dans la prise de décision** (voir Bolam et al 2018 pour l'utilisation de la valeur de l'information dans la prise de décision en conservation).

## D'un système de suivi à un autre : les ajustements attendus et les points d'attention

Une fois ces pré-requis posés, il convient d'exposer les ajustements attendus du système de suivi actuel, et les points d'attention que cela amène. En effet, le système de suivi actuel présente à présent des limites qu'il convient de lever. Nous les listons ci-dessous, en expliquant en regard les limites à considérer pour tout système alternatif envisagé (Tableau 1).

**TABLEAU 1 : LA SITUATION ACTUELLE ET LES POINTS D'ATTENTION POUR L'AVENIR**

| Le constat actuel  | Les points d'attention à l'avenir   |
|--|---|
| <p><i>La difficulté à absorber les volumes croissants.</i></p> <p>L'effort d'animation pour maintenir le Réseau est conséquent. L'animation au niveau national ne suffit plus, et est redistribuée au niveau régional, puis au niveau local (échelle du département ou du massif). Les volumes croissants de données à traiter nécessitent des adaptations informatiques d'interopérabilité des systèmes. <b>Le traitement des prélèvements biologiques pour l'analyse génétique</b> représente également un coût logistique et financier multiplicatif, depuis le stockage décentralisé (chaîne du froid à assurer), jusqu'à l'ajustement des plateformes génétiques permettant d'absorber le flux.</p> | <p>Il pourrait être proposé de porter les efforts de collecte de données uniquement sur certaines zones selon un plan d'échantillonnage. Une évaluation des moyens proportionnels aux volumes requis doit être comparée aux avantages d'autres méthodes reposant sur des <b>sous-échantillonnages, pour autant qu'ils soient représentatifs de la population et de ses éventuelles évolutions</b>. En d'autres termes, rien ne sert de proposer des estimateurs très fins si la mise en œuvre ne permet pas d'échantillonner un panel représentatif de la population.</p>   |
| <p><i>La difficulté de distinguer les groupes et individus</i></p> <p><b>Les territoires de meutes alpines sont aujourd'hui pour beaucoup contigus, ce qui nécessite pour les différencier un dédoublement de l'effort terrain</b> : soit au moyen d'analyses génétiques individuelles intensifiées et spatialisées à l'échelle locale, soit par des hurlements provoqués de 3 ou 4 meutes en simultanées pour différencier les groupes sociaux. Par ailleurs, le loup colonise de nouveaux écosystèmes où les méthodes de suivi alpines (neige, cols et falaises de passage...) sont plus difficiles à mettre en œuvre.</p>   | <p>Si changement de métriques il y a, celui-ci devra être <b>capable d'absorber ces deux types de situations</b> aujourd'hui contrastées à savoir (1) les zones de primo-colonisation, et (2) les massifs où l'installation des meutes territoriales, sans cesse en concurrence avec les meutes voisines, est au stade de comblement des espaces vacants. La métrique proposée devra donc prendre en compte les <b>liens entre territorialité et distribution spatiale de manière différentielle</b> entre le massif alpin et le front de colonisation. Le système de suivi proposé devra être capable d'absorber sans biais les <b>potentielles différences de détectabilité de l'espèce</b> selon les écosystèmes pour caractériser la tendance démographique de la population.</p> |
| <p><i>La difficulté d'évaluer les effets des actions de gestion</i></p> <p>Actuellement, le rythme d'évolution <b>des règles et des modalités de gestion</b> de la population de loups s'accélère. Par ailleurs, les <b>incertitudes autour des résultats scientifiques s'accroissent</b>. Il est difficile d'évaluer les effets de ces actions de gestion sur des métriques à l'échelle nationale.</p>  | <p><b>La capacité de la métrique à détecter, dans tout type d'habitat, les changements de statut</b> (présence, reproduction, dynamique) de la population face aux perturbations (mortalités) et aux changements des règles de décision de gestion devra être assurée. Cela pourra passer par l'analyse plus poussée de situations locales, la prise en compte des incertitudes dans les processus de décision et l'adaptation pas à pas des actions de gestion (cadre de gestion adaptative).</p>  |
| <p><i>La difficulté d'emporter l'adhésion des acteurs</i></p> <p>L'effectif des populations est souvent vu naïvement comme le plus « parlant » et facile à obtenir, « par comptage ». Les démonstrations faites sur le loup comme sur toutes les espèces sauvages montrent qu'il n'en est rien et malgré les développements les plus récents en matière de modélisation,</p>   | <p>L'évolution envisagée ferait que l'on passerait d'un système de suivi de plusieurs métriques à <b>un système comportant un moindre nombre de métriques</b>. Ces métriques agrégeant davantage d'informations, elles ne seraient pas forcément plus simples, même si moins nombreuses. La perception d'une simplification ressentie par les acteurs du dossier loup et le grand</p>   |

**l'appropriation des résultats reste un défi à partager avec tous les acteurs du dossier** (Dumez et al 2017).

public devra être prise en compte. Tout changement de processus de mesure s'accompagne d'une évaluation de la perception des acteurs sur les résultats produits. Par ailleurs, **les caractéristiques « parlantes » telles que le taux de survie, le taux de reproduction, la diversité génétique**, peuvent être évaluées sur des sites d'étude, pour des mises à jour à des pas de temps plus longs.

## Différentes solutions à évaluer

### Présentation des pistes de solutions, de leurs forces et faiblesses

Une revue bibliographique des systèmes de suivi des populations de loups, déployés à large échelle, a été réalisée afin de dégager différentes possibilités alternatives. Les expériences de pays ayant à gérer la conservation de l'espèce sur de grands espaces et/ou des populations plus importantes qu'en France ont été choisies. Cinq grands types de suivi ont pu être dégagés en Espagne, Scandinavie, Italie et aux Etats-Unis (Tableau 2).

TABLEAU 2 : DIFFERENTS SYSTEMES DE SUIVI DU LOUP A LARGE ECHELLE

|   | Pays                 | Méthodologie support  | Moyens   | Référence                             | Evolution vers ?                |
|---|----------------------|---|--|---------------------------------------|---------------------------------|
| 1 | Espagne              | Surveillance des sites de reproduction par rapportage et hurlements provoqués   | Questionnaires régionaux auprès des acteurs locaux     | Blanco et al 2012                     | Jimenez et al 2018              |
| 2 | Italie               | Variable selon les zones et les opportunités d'études : hurlements provoqués, suivi GPS, effectif minimal des groupes, estimation par CMR | Compilation de sites d'étude                           | Galaverni et al 2015                  | -                               |
| 3 | Scandinavie 1        | Génétique intensive spatialisée   | Modèles spatialement explicit capture-recapture (SECR) | Bischoff et al 2018 <sup>4</sup>      | Retour vers Swensson et al 2014 |
| 4 | Scandinavie 2        | Nombre meutes et indices de présence  | Modèles individual-based (IBM)                         | Chapron et al 2016                    | -                               |
| 5 | Etats-Unis (Montana) | Indices de présence (+ tailles de groupe et Echantillon en suivi GPS)   | Patch Occupancy model (POM)                            | Rich et al 2013<br>O'brian et al 2015 | Montana FWP 2017                |

#### 1- Méthode espagnole

Des campagnes d'entretiens périodiques auprès des acteurs locaux (éleveurs, chasseurs, habitants) sur leur connaissance locale de la présence de groupes de loups sert de base aux estimations de populations régionales en Espagne et au Portugal. Blanco et al (2012) décrivent un déploiement régionalisé avec des résultats « plausibles » mais parfois trop hétérogènes pour pouvoir être compilés nationalement (périodes de 2 à 10 ans variables selon les Provinces). Les problèmes de qualité d'échantillonnage, de non-prise en compte de la

<sup>4</sup> Bischoff

2018 : [https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/sampling-design\\_final.pdf](https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/sampling-design_final.pdf)

détection imparfaite et de discrimination des meutes à ces échelles dans les secteurs de forte densité sont des contraintes de taille, de plus associées à l'absence de mesure de l'incertitude sur ce type de méthodes. Les Espagnols s'orienteraient vers des méthodes cartographiques également, cf. ci-dessous (Jimenez et al 2018).

## 2- Méthode italienne

En Italie, aucun suivi à grande échelle n'est engagé, le système repose sur des études de sites ou de massifs sur des sujets spécifiques. Galaverni et al. (2016) tentent une compilation de ses différents résultats très variables sur le plan des méthodes et des résultats pour estimer un effectif avec des intervalles de confiance important. Les auteurs soulignent les coûts humains et financiers importants de mise en œuvre à grande échelle des suivis génétiques non invasifs. Les résultats des suivis sont le reflet des études engagées, créant potentiellement un fort biais d'échantillonnage.

## 3- Méthodes scandinaves

La Scandinavie (population suédo-norvégienne) adopte un suivi similaire au système actuel français par les indices de présence avec un fort investissement sur le suivi génétique, en raison de la problématique de consanguinité de cette population fondée par très peu d'animaux colonisateurs. Les Scandinaves ont d'abord procédé à des estimations basées sur la recherche des indices de présence moyennant un facteur de correction (Swenson et al 2014). Chapron et al (2016) ont ensuite proposé un modèle (Individual Base Model « IBM ») pour imiter le fonctionnement théorique de la population, et en ont déduit un coefficient multiplicateur du nombre de meutes meilleur proxy de mesure des effectifs de la population. Ce proxy suppose en revanche de maintenir sur le terrain la capacité de distinction de groupes y compris lorsque les groupes se densifient, et suppose des probabilités de détection invariables selon les sites et les années. Un essai récent d'estimation des effectifs par CMR spatialisés (Spatially Explicit Capture-Recapture « SECR »), sur la base des recaptures génétiques non invasives, a été développé. La spatialisation des estimations est une avancée remarquable mais très dépendante des stratégies de recherche des indices, supposées homogènes sur un système de maille de prospection (Bischoff et al 2018). Pour l'heure, les estimations basées sur la recherche des indices de présence moyennant un facteur de correction (Swenson et al 2014) sont maintenues, sans pour autant produire les incertitudes associées. En conséquence, le pouvoir de détection des changements significatifs de la population à moyen terme demeure très faible.

## 4- Méthode américaine

Enfin, l'US Fish and Wildlife Services du Montana pose la question identique à celle qui nous occupe en France, à savoir le changement de métriques pour mieux suivre la population grandissante de loups dans un rapport coûts/bénéfice plus efficient. B. Mitchell, chef du projet de recherche, résume dans la presse<sup>5</sup> :

*« Minimum counts worked really well back in the day when there was a lot of money available for monitoring from the federal government, and when the wolf population was small enough that you could go out, and track, and count wet noses, » explained Mike Mitchell, unit leader of the University of Montana's Cooperative Wildlife Research Unit. But the wolf population is too big for that now, and there's not as much money to monitor them, as the federal government hands management off to the state. »*

---

<sup>5</sup> Daily Interlake 2018 Montana

[https://www.dailyinterlake.com/front\\_page\\_slider/20171209/montana\\_prepares\\_to\\_model\\_its\\_wolf\\_populations](https://www.dailyinterlake.com/front_page_slider/20171209/montana_prepares_to_model_its_wolf_populations)

L'utilisation des modèles de « Patch Occupancy » (POM), couplés à des mesures de paramètres moyens (taille de groupe, recrutement), sont envisagés pour estimer la dynamique démographique de l'espèce adossée à des cartographies (Montana FWP, 2018).

La démarche américaine est très comparable à celle engagée en France (Louvrier et al 2017) ainsi qu'en Espagne (Jimenez et al 2018) pour passer des "comptages" à une métrique à large échelle plus robuste aux aléas du suivi de la population et potentiellement plus réactive pour détecter les effets des actions de gestion sur la population (Bassing et al 2018).

### Proposition de critères pour l'évaluation

---

Ces différentes solutions apportées par nos collègues pour le suivi du loup à large échelle vont faire l'objet d'une analyse pour juger de l'opportunité de les adapter à la situation française. Comme cadre d'analyse, nous proposons d'évaluer un rapport coûts/bénéfice sur la base de 5 indicateurs, introduits progressivement ci-dessus dans ce rapport :

- La mise en œuvre sur le terrain et la faisabilité de collecte des données
- Les coûts logistiques et financiers pour le déploiement à large échelle
- La capacité à détecter les changements de l'état de la population : existence d'indices de changements (IC) calculables et acceptables par les acteurs du dossier loup
- La prise en compte de la détection imparfaite
- La possibilité d'intégration de la métrique dans une approche de type gestion adaptative

Chacun de ces critères peut se décliner entre deux extrêmes, et représenter ainsi un coût ou un bénéfice.

Cette analyse sera réalisée préalablement au choix d'un système de suivi par rapport aux autres, mais d'ores et déjà, on peut percevoir que le rapport coûts/bénéfice est a priori défavorable aux méthodes espagnoles et scandinaves à cause de l'augmentation de moyens humains et financiers nécessaires pour collecter les données à large échelle et distinguer les meutes contiguës. L'adoption d'une métrique spatiale (cartographique) basée sur la modélisation des processus écologiques d'occupation et d'extinction/colonisation, en prenant en compte le problème de détection imparfaite de l'espèce, apparaît comme un indicateur qui présenterait le rapport coûts/bénéfice le plus intéressant. Une collaboration avec les équipes américaines, engagées dans cette même voie, est étudiée.

## Perspectives : vers un système de suivi valorisant la distribution géographique des individus et des groupes

La socialité des meutes de loups occupant des territoires exclusifs ouvre les possibilités de coupler la dynamique géographique avec la dynamique démographique de l'espèce (Conner et al 2016). Le développement récent **des modèles d'occupation dynamique** (POM amélioré avec de la dynamique) permet d'ouvrir des perspectives d'utilisation en gestion appliquée, dans la mesure où ceux-ci restent simples à mettre en œuvre et où les paramètres requis peuvent être facilement mis à jour (Martin et al 2010).

Parmi les paramètres requis, ou les facteurs de variance à prendre en compte, le lien entre géographie et démographie suppose par exemple de tenir compte autant que faire se peut les variations de tailles de domaines vitaux (possiblement densités-dépendantes) dont la robustesse et la sensibilité devront être testées sur la base des données historiques pour absorber le maximum de la diversité des situations observées dans le massif alpin

mais aussi en dehors. Ensuite, ces paramètres pourront être vérifiés sur des pas de temps plus longs, par le biais d'études sur des sites locaux (cf. Tableau 3).

**TABLEAU 3 : LA METRIQUE PRINCIPALE ENVISAGEE ET SES COMPLEMENTS**

| A l'échelle nationale, mise à jour annuelle   | A l'échelle locale, pour une mise à jour pluri-annuelle  |
|---|--|
| <b>Métrique spatiale</b> : cartographie à plusieurs classes permettant de documenter l'évolution de l'état de la population | Paramètres utiles pour la métrique spatiale, e.g. tailles de domaines vitaux, tailles de groupe, dispersion, recrutement (net) |
|   | Caractéristiques parlantes pour les acteurs, e.g. survie, reproduction   |
|   | Données complétant le FCS, e.g. génétique  |
|   | Processus utiles pour la gestion, e.g. dynamique des structures sociales dans les meutes                                       |

Enfin le cadre d'application d'une gestion adaptative reste le fil conducteur pour éclairer la décision publique (Williams et Brown, 2018). L'effet des différentes stratégies de gestion pour la diminution des interactions avec l'élevage (prévention, tir de contrôle etc.) pourra être simulé pour évaluer la performance de (des) métriques à capter les changements d'état de conservation de la population et de permettre en retour d'évaluer le processus de prise de décision avec les incertitudes associées (Bolam et al 2018).

## Les étapes nécessaires à la mise en œuvre

- Juin à Sept. 2019 : Revue bibliographique des différentes options possibles de suivis adaptés aux larges échelles et évaluation du rapport coûts/bénéfice.
- Sept. à Déc. 2019 : Mise à jour rétroactive des indicateurs de mailles de présence régulière et occasionnelle et test de capacité à détecter l'apparition des nouvelles meutes grâce à ces indicateurs présence occasionnelle -> régulière + mise à jour de l'estimation CMR en intégrant les résultats génétiques de 2019
- Janv. à Mai 2020 : Reprise du modèle d'occupancy dynamique de Louvrier et al 2017 en le testant sur les données rétroactives année après année + analyse des distorsions annuelles en fonction des cas de figure couverts
- Juin à Sept 2020 : Etablissement du lien possible entre géographie et démographie par tests de comparaison CMR vs occupancy (moyenne et amplitude, tendances, capacité de détection des nouvelles meutes, différence de détectabilité selon les territoires)
- Oct. à Déc. 2020 : rapport coûts/bénéfice de cette métrique dans le système Réseau actuel, et propositions de méthodes alternatives de collecte de données sur le terrain, à valider
- Janv. 2021 : Mise en œuvre opérationnelle expérimentale.
- Fév. à Mars 2021 : Si possible : établissement d'un proxy de mise à jour annuelle qui reflète le modèle (définition des règles de mesure) et construction d'outils de mobilisation de la donnée
- Mars 2021 : dernière estimation EMR- CMR globale (sous réserve de l'efficacité de la métrique testée)
- Post Mars 2021 : Etude de l'intégration de la métrique dans le processus de gestion adaptative + mise en place des sites locaux d'étude.

## Références bibliographiques

- Bassing, S. B., Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Lukacs, P., Keever, A., Hale, G., & Waits, L. (2019). Stable pack abundance and distribution in a harvested wolf population. *Journal of Wildlife Management*, 83(3), 577–590. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21616>
- Bijlsma, R., et al. (2019). Defining and applying the concept of Favourable Reference Values for species and habitats under the EU Birds and Habitats Directives. Technical report & Examples.
- Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Åkesson, M., Brøseth, H., and Kindberg, J. 2019. Estimating the size of the Scandinavian wolf population with spatial capture-recapture and conversion factors - MINA fagrappport 57. 80 pp. [https://static02.nmbu.no/mina/publikasjoner/mina\\_fagrappport/pdf/mif57.pdf](https://static02.nmbu.no/mina/publikasjoner/mina_fagrappport/pdf/mif57.pdf)
- Blanco, J. C., & Cortés, Y. (2012). Surveying wolves without snow: A critical review of the methods used in Spain. *Hystrix*. <https://doi.org/10.4404/hystrix-23.1-4670>
- Bolam, F., et al. (2018). Using the value of information to improve conservation decision making. *Biological Reviews*. Doi : 10.1111/brv.12471
- Carter, N. H., & Linnell, J. D. C. (2016). Co-Adaptation Is Key to Coexisting with Large Carnivores. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(8), 575–578. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.006>
- Cassidy, K. A., Macnulty, D. R., Stahler, D. R., Smith, D. W., & Mech, L. D. (2015). Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park, 26, 1352–1360. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv081>
- CGAER & EDD (2019). Le loup et les activités d'élevage : comparaison européenne dans le cadre du plan national d'actions 2018/2023 : Constats sur la situation dans les pays visités. Présentation groupe national loup 28/05/2019.
- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, O., Milleret, C., ... Sand, H. (2016). Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling*, 339, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.012>
- Conner, M. M., Keane, J. J., Gallagher, C. V., Munton, T. E., & Shaklee, P. A. (2016). Comparing estimates of population change from occupancy and mark – recapture models for a territorial species, 7(October).
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., ... Gimenez, O. (2010). Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology*, 24(2), 621–626. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01431.x>
- Duchamp, C., & Quenette, P. (2005). La génétique non invasive au service de l'étude des espèces protégées : le cas du loup et de l'ours brun. *Faune Sauvage*, 265, 47–54.
- Duchamp, C., & Queney, G. (2019). *Le suivi génétique des loups en 2018 : bilan de la 1ere année de mise en oeuvre du nouveau marché public*. Gap. Rapport technique ONCFS ANTAGENE <https://www.loupfrance.fr/faible-taux-hybridation-retrospective-10-ans/>
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P.-E., Leonard, Y., Moris, P., Bataille, A., ... Marboutin, É. (2012). A dual frame survey to assess time- and space-related changes of the colonizing wolf population in France. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 23(1), 1–12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-23.1-4559>
- Duchamp, C., Chapron, G., Gimenez, O., Robert, A., Sarazin, F., Beudel-Jamar, R., & Le Maho, Y. (2017). *Expertise collective scientifique sur la viabilité et le devenir de la population de loups en France à long terme : démarche d'évaluation prospective à l'horizon 2025/2030 et viabilité à long terme*. Paris, France. 92p.
- Dumez, R., et al. (2017). Expertise scientifique collective sur les aspects sociologiques, culturels et ethnologiques de la présence du loup en France.
- Epstein, Y. (2016). Favourable conservation status for species: Examining the Habitats Directive's key concept through a case study of the Swedish wolf. *Journal of Environmental Law*, 28(2), 221–244. <https://doi.org/10.1093/jel/eqw006>
- Epstein, Y. (2016). Favourable conservation status for species: Examining the Habitats Directive's key concept through a case study of the Swedish wolf. *Journal of Environmental Law*, 28(2), 221–244. <https://doi.org/10.1093/jel/eqw006>
- Eriksson, T., & Dalerum, F. (2018). Identifying potential areas for an expanding wolf population in Sweden. *Biological Conservation*, 220(February), 170–181. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.019>

- European Commission. (2006). Assessment, Monitoring and Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory Notes and Guidelines.
- Evans, D., & Arvela, M. (2011). Assessment and reporting under Article 17 of the Habitats Directive Explanatory Notes & Guidelines for the period 2007-2012. European Topic Centre on Biological Diversity
- Galaverni, M., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanese, P., & Randi, E. (2015). One , no one , or one hundred thousand : how many wolves are there currently in Italy ? <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0247-8>
- Jiménez, J., García, E. J., Llana, L., Palacios, V., ... López-bao, J. V. (2018) Multimethod , multistate Bayesian hierarchical modeling approach for use in regional monitoring of wolves, 1–23. <https://doi.org/10.1111/cobi.12685>
- Linell, J., Salvatori, V., Boitani, L. (2008). Guidelines for Population Level Management Plans for Large Carnivores. Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE). Contract nr. 070501/2005/424162/MAR/B2 for the European Commission, DG Environment
- Liberg, O. (2012). Report from an expert mission for evaluation of the wolf monitoring system in France, French Ministry of environment (August), 1–7.
- Louvrier, J., Chambert, T., Marboutin, E., & Gimenez, O. (2018). Accounting for misidentification and heterogeneity in occupancy studies using hidden Markov models. *Ecological Modelling*, 387(January), 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.09.002>
- Louvrier, J., Duchamp, C., Lauret, V., Marboutin, E., Cubaynes, S., Choquet, R., ... Gimenez, O. (2017). Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.02874>
- Marboutin et al 2007 : Le monitoring du loup en France : évaluation des indicateurs de suivi et liaison avec l'analyse du statut de conservation de l'espèce. Rapport d'Audit au conseil scientifique ONCFS. Rapporteurs Boitani L. et Abischer N. 13/12/2007
- Marescot, L., Gimenez, O., Duchamp, C., Marboutin, E., & Chapron, G. (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>
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., ... Gimenez, O. (2011). Capture – recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications*, in press. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/pdf/10.1890/10-2321.1>
- Martin, J., Chamaillé-Jammes, S., Nichols, J. D., Fritz, H., Hines, J. E., Fongnesbeck, C. J., ... Bailey, L. L. (2010). Simultaneous modeling of habitat suitability, occupancy, and relative abundance: African elephants in Zimbabwe. *Ecological Applications*, 20(4), 1173–1182. <https://doi.org/10.1890/09-0276.1>
- Mech, L. D. L., Boitani, & Boitani, L. (2003). *Wolves : behavior, Ecology and conservation*. (L. D. Mech & L. Boitani, Eds.), *interactions* (University, Vol. 85). Chicago: University of Chicago Press. Retrieved from [http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/1545-1542\(2004\)085%3C0815:BR%3E2.0.CO;2](http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/1545-1542(2004)085%3C0815:BR%3E2.0.CO;2)
- Milanese P, Breiner FT, Puopolo F, Holderegger R (2016) European human-dominated landscapes provide ample space for the recolonization of large carnivore populations under future land change scenarios. *Ecography*. doi:10.1111/ecog.02223
- Miquel, C., Bellemain, E., Poillot, C., Bessière, J., Durand, A., Taberlet, P. (2006). Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. *Molecular Ecology Notes*, 6(4), 985–988. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01413.x>
- Montana Fish, Wildlife and Parks. 2018. Montana Gray Wolf Conservation and Management. 2017 Annual Report. Montana Fish, Wildlife & Parks. Helena, Montana. 87 pages. <http://fwp.mt.gov/fishAndWildlife/management/wolf/>
- O'Brien, T., Srindberg, S., and R. Wallace. 2015. Measuring conservation effectiveness: occupancy-related metrics for wildlife. WCS Working Paper No. 46 New York: Wildlife Conservation Society.
- Réseau Loup-Lynx/ ONCFS. 2019. Bilan du suivi hivernal du loup saison 2018-2019. <https://www.loupfrance.fr/bilan-du-suivi-hivernal-de-la-population-de-loups-hiver-2018-2019/>
- Rouan, L., Cubaynes, S., Duchamp, C., Miquel, C., Gimenez, O., Lebreton, J. et al (2013). MOD ELES CAPTURE-RECAPTURE. In C. Droebeke, JJ, Saporta, G and Thomas-Agnan (Ed.), *Modèles à variables latentes et modèles de mélange* (/hal-01911, pp. 265--272). Technip. Retrieved from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01911609>

- Svensson, L, Wabakken, P, Kojola, I, Maartmann, E, Strømseth, TH, Åkesson, M and Flagstad, O (2014). Varg i Skandinavien och Finland. Ridderhyttan: (NL, NJ) > Dept. of Ecology, (S) > Dept. of Ecology, Sveriges lantbruksuniversitet. Rapport från Viltskadecenter ; 2014:7 <https://pub.epsilon.slu.se/11935/>
- Trouwborst, A, Boitani, L, Linnell, J (2017) Interpreting 'favourable conservation status' for large carnivores in Europe: how many are needed and how many are wanted? *Biodiversity Conservation*, 26:37-61, DOI 10.1007/s10531-016-1238-z
- Williams, B. K., & Brown, E. D. (2014). Adaptive management: From more talk to real action. *Environmental Management*, 53(2), 465–479. <https://doi.org/10.1007/s00267-013-0205-7>
- Williams, B. K., & Brown, E. D. (2018). Double-Loop Learning in Adaptive Management: The Need, the Challenge, and the Opportunity. *Environmental Management*, 62(6), 995–1006. <https://doi.org/10.1007/s00267-018-1107-5>