naturae

2023 • 5

Tirs dérogatoires de loups en France : évaluation des effets sur les dommages aux troupeaux

Oksana GRENTE, Christophe DUCHAMP, Sarah BAUDUIN, Simon CHAMAILLÉ-JAMMES, Nolwenn DROUET-HOGUET & Olivier GIMENEZ



art. 2023 (5) — Publié le 5 avril 2023
www.revue-naturae.fr

OFB
OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITÉ

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

MUSÉUM NAL HIST NATURELLE

Directeur de la publication / *Publication director*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

Rédacteur en chef / *Editor-in-chief*: Jean-Philippe Siblet

Assistante de rédaction / *Assistant editor*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

Mise en page / *Page layout*: Sarah Figuet

Comité scientifique / *Scientific board*:
Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boullet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

Couverture / *Cover*:
Préparation d'une opération de protection du bétail en France par des brigadiers de l'Office français de la Biodiversité avec les bergers du troupeau. Crédit photo: Bertrand Muffat-Joly (OFB).

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae *is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris*

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*
Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, **Cryptogamie sous-sections** ***Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.***

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / https://sciencepress.mnhn.fr

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2023
ISSN (électronique / *electronic*): 2553-8756

Tirs dérogatoires de loups en France : évaluation des effets sur les dommages aux troupeaux

Oksana GRENTE
Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD,
1919 Route de Mende, F-34090 Montpellier (France)
et Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux, Micropolis,
Quartier Belle Aureille, F-05000 Gap (France)
oksana.grente@cefe.cnrs.fr

Christophe DUCHAMP
Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux, Micropolis,
Quartier Belle Aureille, F-05000 Gap (France)
christophe.duchamp@ofb.gouv.fr

Sarah BAUDUIN
Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
Les portes du soleil, 147 Avenue de Lodève, F-34990 Juvignac (France)
sarah.bauduin@ofb.gouv.fr

Simon CHAMAILLÉ-JAMMES
Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD,
1919 Route de Mende, F-34090 Montpellier (France)
simon.chamaille@cefe.cnrs.fr

Nolwenn DROUET-HOGUET
Office français de la Biodiversité, Direction de la Recherche et de l'Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
ZI Mayencin, 5 Allée de Bethléem, F-38610 Gières (France)
nolwenn.drouet-hoguet@cefe.cnrs.fr

Olivier GIMENEZ
Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD,
1919 Route de Mende, F-34090 Montpellier (France)
olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr

Soumis le 14 juin 2022 | Accepté le 17 novembre 2022 | Publié le 5 avril 2023

Grente O., Duchamp C., Bauduin S., Chamaillé-Jammes S., Drouet-Hoguet N. & Gimenez O. 2023. — Tirs dérogatoires de loups en France : évaluation des effets sur les dommages aux troupeaux *Naturae* 2023 (5): 65-73. https://doi.org/10.5852/naturae2023a5

RÉSUMÉ

L'efficacité des tirs létaux de Loups gris (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) à réduire la prédation de cette espèce sur les troupeaux domestiques est débattue, que cela soit en France ou ailleurs où ces mesures sont appliquées. Dans cet article, nous résumons les résultats de la thèse d'Oksana Grente, réalisée sous la direction de l'Office français de la Biodiversité (OFB) et du Centre d'Écologie fonc-

tionnelle et évolutive (CEFE-CNRS), qui a étudié les effets des tirs dérogatoires de loup sur les attaques aux troupeaux ovins dans l'arc alpin français. Deux approches complémentaires ont été adoptées pour répondre à cette question. Tout d'abord, les données administratives des constats d'attaques ont été analysées en comparant les situations avant et après les tirs. Il s'est avéré que les effets des tirs pouvaient être multiples et dépendaient des contextes dans lesquels ils étaient réalisés. La disparité dans ces résultats reste difficile à comprendre avec les données disponibles. Afin de pallier aux lacunes de l'analyse des tirs réalisés, un modèle théorique a été développé, dans lequel les comportements de prédation du loup ont été simulés selon différentes hypothèses, afin d'améliorer notre compréhension des interactions entre loups, troupeaux et tirs dérogatoires. Les simulations indiquent que le contrôle létal permettait de réduire la déprédation dans les contextes où les troupeaux domestiques sont protégés et moins vulnérables à la prédation que les proies sauvages. La difficulté réside à définir, sur le terrain, les contextes pastoraux et environnementaux qui régissent les comportements de prédation et donc les effets des tirs dérogatoires. L'une des solutions serait d'effectuer des expertises locales au sein de chaque ensemble de surfaces pastorales appartenant au même foyer de déprédation. La thèse propose une méthodologie statistique pour identifier ces groupes de pâturages. Cette méthode permet de tenir compte de l'utilisation des pâturages par les ovins, et donc du taux d'exposition au risque de déprédation qui diffère selon les troupeaux. Pour conclure, les résultats de la thèse invitent à adopter une gestion contextualisée des attaques par les tirs, c'est-à-dire ajustée aux situations locales, en complément des mesures de protection, elles aussi ajustées aux contextes locaux.

MOTS CLÉS
Déprédation, contrôle létal, arc alpin, bétail.

ABSTRACT

Derogatory wolf culling in France: evaluation of the effects on livestock depredation losses.

The effectiveness of lethal removals of grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) in reducing predation on livestock has been debated, both in France and elsewhere where such measures are applied. In this article, we report on the results of a thesis conducted by Oksana Grente, under the direction of Office français de la Biodiversité (OFB) and Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE-CNRS), who studied the effects of wolf culling on attacks on sheep in the French Alps. Two complementary approaches were adopted to answer this question. First, the data from the French administration which records attack reports, were analyzed by comparing the situations before and after culling. It was found that the effects of culling could be multiple and depended on the context in which the culling took place. The disparity in these results remains difficult to understand with the available data. In order to address the shortcomings of the analysis with the observed data on culling, a theoretical model was developed in which wolf predation behaviour was simulated under different assumptions, in order to improve our understanding of the interactions between wolves, flocks and derogatory culling. The simulations indicate that lethal control was effective in reducing depredation in contexts where livestock is protected and less vulnerable to predation than wild prey. The difficulty lies in defining, in the field, the pastoral and environmental contexts that govern predation behaviour and therefore the effects of derogatory culling. One solution would be to carry out local surveys within each set of pastoral areas belonging to the same depredation hotspot. The PhD thesis proposes a statistical methodology to identify these groups of pastures. This method allows to take into account the use of pastures by sheep, and thus the rate of exposure to the risk of depredation which differs among flocks. To conclude, the results of the thesis call for a contextualized management of attacks through culling, that is, adjusted to local situations, as a complement to protection measures, also adjusted to local contexts.

KEY WORDS
Depredation, lethal control, Alpine Arc, livestock.

INTRODUCTION

La thèse d'Oksana Grente (2021) intitulée « Le phénomène de déprédation chez le Loup gris (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) et ses interactions avec le contrôle létal : le cas de l'arc alpin français » a été soutenue en 2021. L'enjeu était d'évaluer l'efficacité des tirs dérogatoires de loups à réduire les attaques du prédateur sur le bétail, aussi appelées « déprédations ». Ce sujet n'avait pas encore été étudié en France. À l'étranger, il suscite encore le débat car les études sont à ce jour peu robustes (Treves *et al.* 2019). Nous résumons ici les principaux résultats de cette thèse, et ce qu'elle peut apporter à la gestion des interactions entre le loup et les activités d'élevage.

DISTINGUER LA CAUSE DE L'EFFET

Pour mener ce travail, nous avions à disposition les données recueillies par l'administration française. Premièrement, nous disposions des constats d'attaque aux troupeaux domestiques de

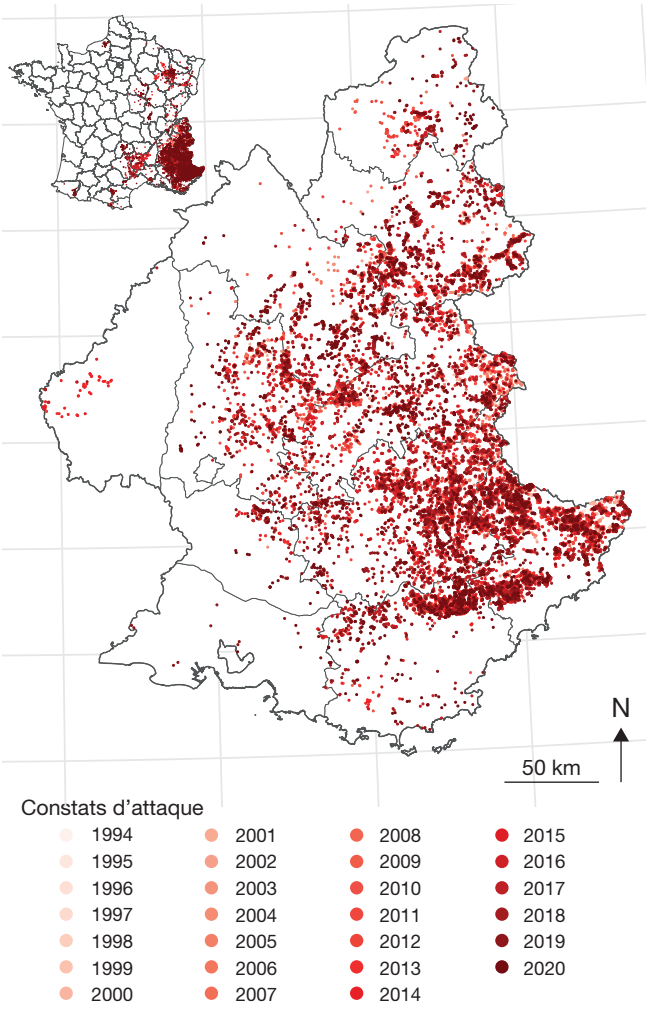


Fig. 1. — Carte des 28 651 déprédations sur des moutons de 1994 à 2020 dans l'aire d'étude, présentées des plus récentes aux plus anciennes, et qui ont été analysées. L'encart montre les déprédations, sans restriction à l'aire d'étude.

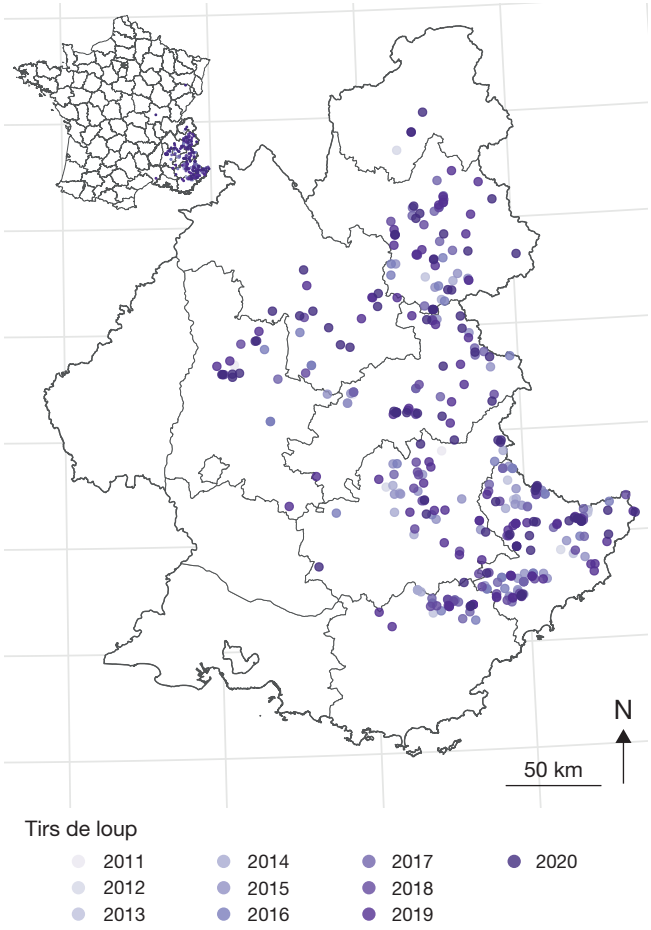


Fig. 2. — Carte des 362 prélèvements de loups de 2011 à 2020 dans l'aire d'étude, et qui ont été analysés. L'encart montre tous les prélèvements, sans restriction à l'aire d'étude.

1994 à 2020, qui étaient géolocalisés (Fig. 1). Réalisés par des agents de l'État, ces constats ne concernaient que les attaques qui donnaient lieu à des animaux tués ou blessés (les animaux dont la gravité des blessures nécessitait des frais vétérinaires ou une euthanasie), déclarés par les éleveurs. Seuls les constats concernant les ovins, qui représentaient 90 % des constats (Meuret *et al.* 2021), et pour lesquels la responsabilité du loup ne pouvait être écartée, ont été retenus pour l'analyse. Deuxièmement, nous disposions de la liste géoréférencée des loups prélevés par tirs dérogatoires de 2011 à 2020 (Fig. 2). Tous ces tirs ont été réalisés dans l'arc alpin français, à l'exception de trois tirs de loups isolés (Gard, Saône-et-Loire, Vosges) qui ont été écartés pour les analyses.

Relier simplement le nombre de constats et le nombre de loups prélevés est tentant. C'est d'ailleurs la méthode la plus couramment employée par les scientifiques pour évaluer l'efficacité du contrôle létal de grands prédateurs à réduire les déprédations. Cependant, cette méthode, dite de corrélation, ne permet pas de distinguer la cause de l'effet (Treves *et al.* 2019) ou, autrement dit, de répondre à la question : est-ce le nombre de tirs qui fait augmenter ou diminuer le nombre de constats, ou l'inverse ?

Nous avons opté pour l'analyse par comparaison avant/après chaque tir dérogatoire (Fig. 3). Pour cela, nous avons identifié la répartition des constats d'attaque dans les pâturages contenus totalement ou partiellement dans un rayon de 10 km autour de chaque tir de loup, sur une période allant de trois mois avant à trois mois après le tir. Ainsi, les changements observés sur le nombre et la répartition des constats après le tir devaient être provoqués par le tir. Avec cette méthode, le lien de cause à effet devenait correctement identifiable.

CORRIGER LES BIAIS LIÉS À L'USAGE DE DONNÉES ADMINISTRATIVES

L'analyse par comparaison avant/après n'était pas pour autant dénuée de biais. Au cours des trois mois succédant ou précédant le tir, les conditions environnementales ou pastorales pouvaient changer, comme par exemple l'abondance des proies sauvages, la présence ou la protection des ovins. Par conséquent, le comportement de prédation des loups pouvait s'en trouver modifié sans que cela ne soit lié au tir. Or, ces informations n'étaient pas disponibles.

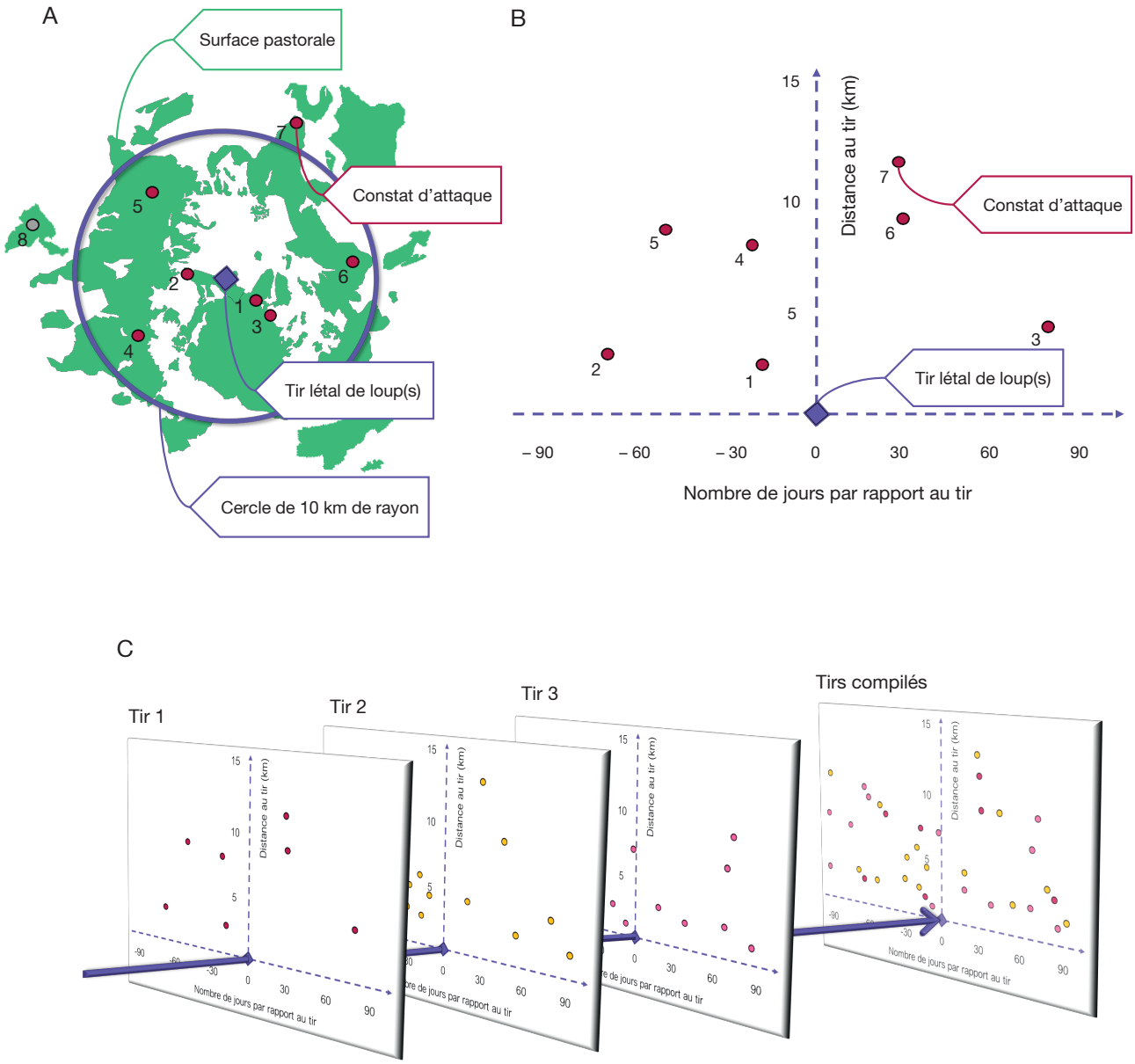


FIG. 3. — Exemple schématique de la méthode de comparaison avant/après pour analyser l'effet des tirs létaux de loups. **A**, Identification des constats d'attaque (points rouges) dans les surfaces pastorales contenues totalement ou partiellement dans un rayon de 10 km autour d'un tir létal de loup(s) (point violet). Contrairement au constat d'attaque n°7, le constat n°8 en gris n'est pas retenu car la surface pastorale dans laquelle il se trouve ne superpose pas le cercle de 10 km de rayon autour du tir ; **B**, simplification de la dimension spatiale et ajout de la dimension temporelle, dans laquelle les constats sont positionnés en fonction du nombre de jours écoulés par rapport au tir (les valeurs négatives indiquent un constat ayant lieu avant le tir) ; **C**, compilation des constats d'attaques pour trois tirs schématiques.

L'enquête pastorale de l'Institut national de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE) (Dobremez *et al.* 2016) nous a néanmoins offert la possibilité de minimiser ce biais. Réalisée entre 2012 et 2014, l'enquête recensait la localisation et les dates de présence des troupeaux domestiques pâturant au sein de l'arc alpin français. Autrement dit, elle renseignait sur la durée d'exposition des troupeaux domestiques au risque de déprédation. Selon l'hypothèse que ce recensement demeurait valable au-delà de 2014 (Grente *et al.* 2022), nous pouvions ensuite estimer, pour chaque année, le nombre de constats d'attaque dans les pâturages si les attaques dépendaient uniquement de la durée d'exposition des troupeaux. En d'autres termes, cela nous permettait d'établir le nombre d'attaques attendu par pâturage compte tenu de la présence des troupeaux.

EXTRAIRE UNE TENDANCE GÉNÉRALE DE L'EFFET DES TIRS

Nous avons analysé séparément 236 tirs d'un seul loup et 24 évènements au cours desquels deux à trois loups ont été prélevés simultanément (Fig. 4). Sont présentés les résultats corrigés par les informations du recensement pastoral, notam-

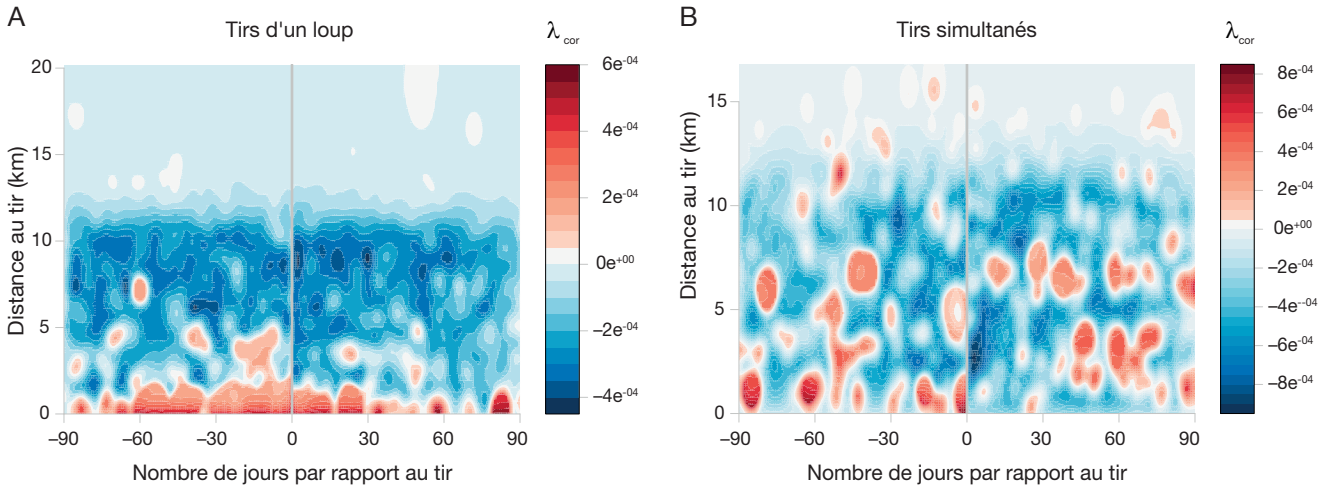


Fig. 4. — Comparaison de la concentration des constats d'attaques sur ovins (λ_cor) sur une période de 90 jours avant et 90 jours après le tir létal d'un seul loup (**A**) ou les tirs létaux de plusieurs loups tués simultanément au même endroit (**B**). Pour la sous-figure A, la concentration des attaques est obtenue en compilant les constats de 236 évènements où un seul loup est tiré à chaque fois, dans l'arc alpin français entre 2011 et 2020. Pour la sous-figure B, la compilation concerne seulement 24 évènements durant lesquels deux à trois loups sont tirés simultanément à chaque fois, dans l'arc alpin français entre 2011 et 2020. La concentration des constats d'attaques sur ovins (λ_cor) a été pondérée par l'utilisation des pâturages par les ovins (et d'autres biais d'analyse non détaillés ici). Ainsi, si les pâturages présentent des attaques, alors que la majorité d'entre eux sont peu utilisés par les troupeaux à cet instant, λ_cor présentera une valeur élevée (rouge foncé). Au contraire, si les pâturages sont exempts d'attaques ou presque, alors qu'ils sont en grande majorité utilisés par les troupeaux à cet instant, λ_cor présentera une faible valeur (bleu foncé).

ment le temps passé par les ovins dans les surfaces pastorales, comme expliqué précédemment.

Avant les tirs, on remarque que le nombre de constats d'attaque est inégalement réparti dans l'espace pastoral. Dans les cas où un seul loup est tué, les constats sont plus nombreux à proximité immédiate du lieu des tirs, tandis que dans les cas où plusieurs loups sont simultanément tués, ils sont plus dispersés, sous la forme de patchs.

Après le tir de plusieurs loups, on constate un effet de diminution du nombre de constats tout au long des trois mois analysés, mais principalement sur le lieu des tirs (0-2 km). Cet effet de diminution n'est pas perceptible lorsqu'un seul loup est prélevé à la fois.

LA TENDANCE GÉNÉRALE MASQUE UNE DISPARITÉ FORTE SELON LES CONTEXTES

Lorsque nous différencions dans l'analyse, les tirs d'un seul loup selon leur région géographique, leur saison, ou la modalité administrative du tir (i.e. tir de défense simple ou renforcée, tir de prélèvement), les résultats peuvent se montrer très différents de la tendance générale.

Concernant la région géographique (Fig. 5), les tirs effectués dans cinq massifs ou zones (Mercantour, Canjuers, le Parc naturel régional des Préalpes d'Azur, Écrins, Vanoise), ne montrent pas d'effets flagrants sur la récurrence ou le nombre ultérieurs de constats. En revanche, les tirs effectués dans trois autres massifs (Préalpes de Digne, Trois-Evêchés, Cerces), sont associés à une forte réduction du nombre de constats au cours des 90 jours suivant les tirs. Enfin, le massif du Vercors est le seul où le nombre de constats est plus élevé après les tirs, y compris sur les lieux mêmes des tirs.

Concernant les saisons (Fig. 6), les tirs réalisés entre septembre et octobre sont associés à un effet de réduction du nombre de constats, tout comme ceux appliqués entre février et mars, au moment où les loups s'accouplent. En revanche, le nombre de constats semble augmenter après les tirs réalisés entre novembre et janvier, ou entre avril et juin au moment où naissent les louveteaux. Seuls les tirs réalisés en juillet et en août ne conduisent pas à un effet notable sur le nombre ultérieur de constats.

Enfin, concernant les modalités du tir (Fig. 7), les résultats obtenus sont contraires à ceux attendus. Les tirs de défense renforcée, qui ciblent les loups en situation d'attaque et qui déploient plusieurs tireurs souvent expérimentés autour du troupeau, apparaissent moins efficaces à réduire la déprédation que les tirs de défense simple d'une part, pour lesquels un seul tireur est autorisé, et que les tirs de prélèvement d'autre part, lors desquels les loups prélevés ne sont pas nécessairement en situation d'attaque.

EXPLIQUER LA VARIABILITÉ DES EFFETS DES TIRS

Les effets des tirs sur les constats semblent très inféodés aux contextes de réalisation des tirs. Les résultats des modalités de tir en sont la parfaite illustration, car ces modalités sont associées à des contextes très contrastés. Les tirs de défense renforcée sont surtout appliqués dans les foyers de déprédation, où la pression de déprédation est forte en comparaison aux contextes dans lesquels les tirs de défense simple sont utilisés. Enfin, les tirs de prélèvement ont essentiellement été utilisés entre 2011 et 2015, lorsque la densité de meutes dans l'arc alpin était plus faible que celle à partir de 2017, quand les tirs de défense renforcée sont devenus de plus en plus fréquents.

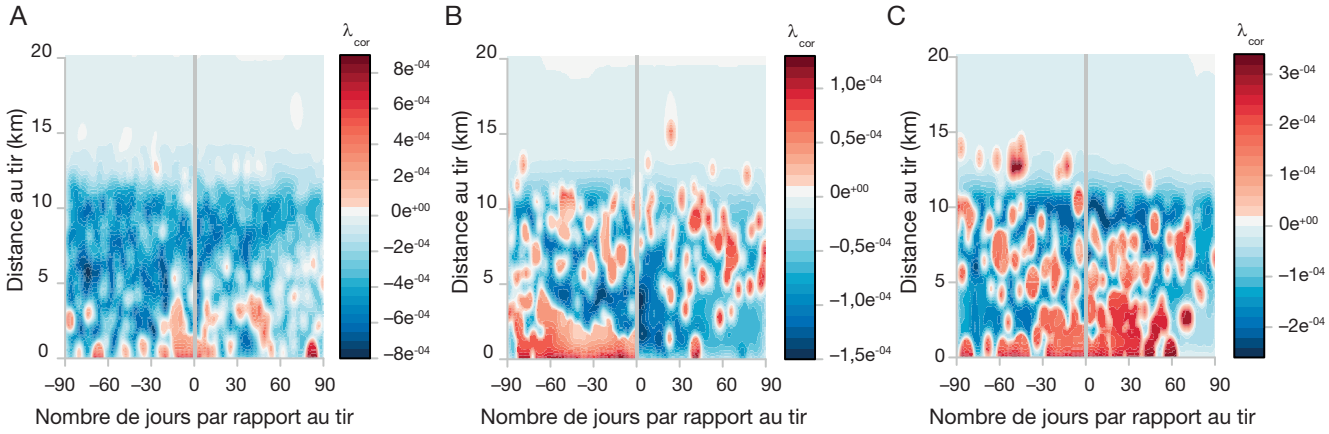


FIG. 5. — Comparaison de la concentration des constats d'attaques sur ovins (λ_cor) avant et après le tir létal d'un seul loup, survenu entre 2011 et 2020, selon le massif dans lequel se trouve le tir : **A**, Mercantour (compilation de 44 tirs) ; **B**, Préalpes de Digne (compilation de 12 tirs) ; **C**, Massif du Vercors (compilation de 18 tirs). (Voir Figure 4 pour les précisions sur la légende ; notez que l'échelle de λ_cor n'est pas identique d'une sous-figure à une autre).

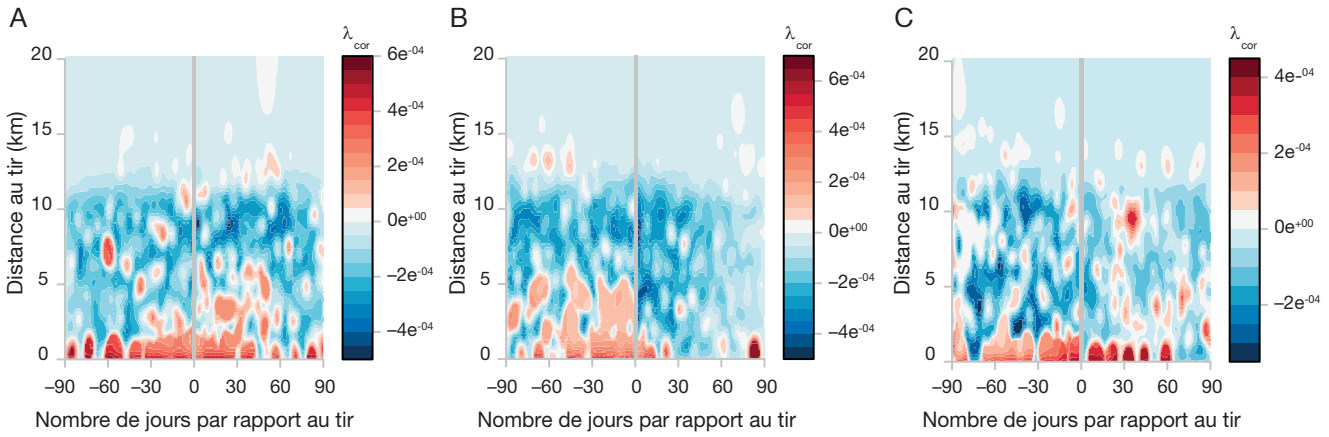


FIG. 6. — Comparaison de la concentration des constats d'attaques sur ovins (λ_cor) avant et après le tir létal d'un seul loup, survenu entre 2011 et 2020, selon la saison pendant laquelle le tir survient : **A**, été (juillet-août ; compilation de 72 tirs) ; **B**, automne (septembre-octobre ; compilation de 75 tirs) ; **C**, hiver (novembre-janvier ; compilation de 34 tirs) (Voir Figure 4 pour les précisions sur la légende ; notez que l'échelle de λ_cor n'est pas identique d'une sous-figure à une autre).

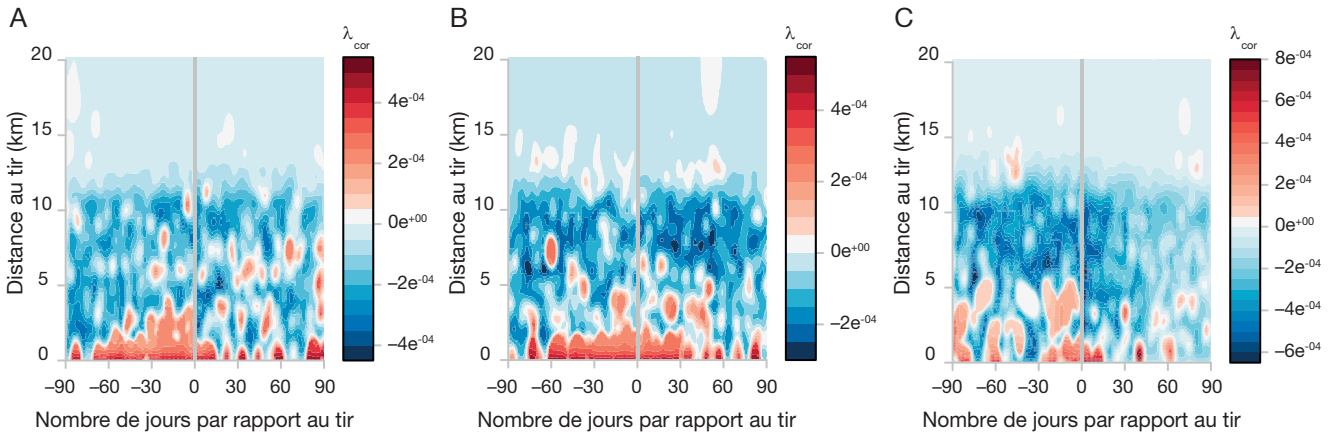


FIG. 7. — Comparaison de la concentration des constats d'attaques sur ovins (λ_cor) avant et après le tir létal d'un seul loup, survenu entre 2011 et 2020, selon la modalité du tir : **A**, défense simple (compilation de 78 tirs) ; **B**,défense renforcée (compilation de 95 tirs) ; **C**, prélèvement (simple et renforcé ; compilation de 63 tirs). (Voir Figure 4 pour les précisions sur la légende ; notez que l'échelle de λ_cor n'est pas identique d'une sous-figure à une autre).

Quant aux résultats par région géographique ou par saison, la variabilité constatée dans les effets des tirs a peut-être été induite par des différences de comportement de prédation des loups, elles-mêmes potentiellement induites par la variabilité environnementale et pastorale.

La pression de déprédation, et les constats qui peuvent en résulter, sont en théorie plus élevés dans les situations où les troupeaux domestiques sont plus abondants et/ou plus vulnérables que les proies sauvages. L'abondance des proies jouent généralement sur leur taux de rencontre avec les prédateurs, et donc sur les risques d'attaque. En Grèce par exemple, les loups se nourrissent presque exclusivement de bétail car la densité d'ongulés sauvages y est faible (Petridou *et al.* 2019). À taux de rencontre équivalent entre proies sauvages et proies domestiques, la prédation est alors principalement influencée par la vulnérabilité des proies. La vulnérabilité dépend d'un grand nombre de facteurs (Sand *et al.* 2016). Du fait du processus de sélection artificielle, le bétail a pu perdre son comportement anti-prédateur et devenir vulnérable à la prédation du loup (Laporte *et al.* 2010). Pour diminuer cette vulnérabilité, les éleveurs peuvent mettre en place des mesures de protection de leur bétail (bergers, chiens, clôtures, etc.). L'emploi de ces mesures de protection s'étant largement répandu dans l'arc alpin français (Meuret *et al.* 2021), la vulnérabilité des troupeaux d'ovins y a décliné avec le temps. Cependant, l'efficacité de ces mesures dépend beaucoup des conditions et des contraintes du milieu pastoral.

Par exemple, les milieux très embroussaillés rendent plus difficile la surveillance des troupeaux (Bonnet & Golé 2021), et le bétail pâturant dans ces milieux reste alors plus vulnérable à la déprédation. Dans ce contexte de vulnérabilité élevée, les tirs sporadiques pourraient échouer à faire diminuer la forte pression de déprédation réussie associée à ces situations, là où les tirs simultanés pourraient provoquer un effet de réduction plus prononcé.

En alpage de haute altitude, en revanche, la surveillance des troupeaux est facilitée car la végétation est souvent clairsemée. Avec la généralisation des mesures de protection, les attaques sur les troupeaux sont certainement devenues plus difficiles à réussir pour les loups, ces derniers étant maintenant généralement moins nombreux que les chiens de protection lors de leurs face-à-face (Landry *et al.* 2020). Dans ce contexte, les approches faites par les loups se transforment en tentative d'attaque une fois sur trois seulement, et lorsqu'une attaque est tentée, elle se solde par un échec deux fois sur trois (Landry *et al.* 2020). En plus des conditions du milieu qui facilitent la protection des troupeaux, les tirs sporadiques des loups pourraient alors suffire à réduire encore plus la pression de déprédation réussie, et donc les constats.

Mais comment expliquer les quelques cas où les tirs sont associés à une hausse du nombre de constats, sur les lieux du tir ou à quelques kilomètres ? Plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

– des variables non considérées. La déprédation peut s'être intensifiée, non pas à cause des tirs, mais pour d'autres raisons, comme des changements dans le déploiement des troupeaux d'ovins ou dans les mesures de protection. Au fur et à mesure que l'été progresse, les jeunes ongulés sauvages sont aussi de moins en moins vulnérables, tandis que les louveteaux grandissent, ce qui augmente les besoins alimentaires des meutes ;

– la reproduction multiple. Ausband *et al.* (2017) ont montré aux États-Unis que la mort (naturelle ou non) d'une louve reproductrice pouvait conduire plusieurs femelles de sa meute à se reproduire, là où une seule portée aurait été attendue sans cette perte. Le tir d'une louve reproductrice pourrait donc augmenter la pression de déprédation sur le lieu du tir au lieu de la diminuer ;

– La dislocation des meutes. Brainerd *et al.* (2008) ont montré, avec des données essentiellement nord-américaines, que les loups d'une meute quittent leur territoire dans 38 % des cas lorsque meurent l'un ou les deux reproducteurs de leur meute. Ce phénomène pourrait expliquer la baisse de la déprédation sur le lieu du tir, mais une augmentation dans le voisinage de ce lieu. Cependant, dans le Vercors, l'augmentation concerne le lieu même du tir. De plus, dans le contexte actuel de l'arc alpin français, cette hypothèse paraît de moins en moins probable. La densité des meutes augmente progressivement et leurs territoires, quasiment adjacents partout, empêche l'installation durable dans le voisinage de loups solitaires issus de meutes disloquées. Enfin, il a été observé dans l'arc alpin français que les loups, même en meute, chassent fréquemment seuls durant l'été (IPRA-FJML 2020), probablement car les proies sauvages locales restent vulnérables même face à un loup seul. La dislocation d'une meute n'empêcherait donc pas les loups isolés d'avoir accès à ces proies sauvages, surtout au cours de l'été.

Pour explorer ces hypothèses, notamment les deux dernières, il aurait fallu connaître, avec une précision au moins mensuelle, l'identité des loups au sein de chaque meute, notamment pour savoir si le loup tué appartenait à une meute, en était le reproducteur, et si la meute concernée avait eu une reproduction multiple ou s'était disloquée. Cela nécessite un effort de suivi considérable sur le terrain, presque impossible à réaliser sur le long terme et pour l'ensemble de l'arc alpin. Par conséquent, ces informations n'étaient pas disponibles. Seule une analyse rétrospective des liens de parenté entre les loups, à partir des profils génétiques connus par le Réseau Loup-Lynx, pourrait apporter une partie de ces informations manquantes.

Néanmoins, le statut reproducteur des louves prélevées était connu grâce à l'examen des marques placentaires durant les nécropsies de leurs dépouilles. Parmi les 103 louves adultes prélevées ou braconnées, seulement 13 d'entre elles étaient reproductrices, ce qui minimise *a priori* les risques de reproduction multiple ou de dislocation des meutes. Le statut reproducteur des mâles reste en revanche inconnu.

RÉDUIRE LA ZONE D'ÉTUDE

Se concentrer sur des zones réduites facilite la collecte d'informations détaillées, que cela concerne la composition des meutes de loups, la nature et l'abondance des proies sauvages, ou encore la répartition des troupeaux domestiques et leur protection. Les études travaillant à ces échelles réduites,

comme celle envisagée par le programme LIFE WolfAlps EU en France, pourraient permettre la collecte de ces données et ainsi, alimenter les analyses de l'effet des tirs à l'échelle locale.

Cependant, même si ces données sont effectivement collectées, le nombre de tirs de loups analysés par ces études restera limité d'un point de vue statistique. En effet, le loup étant une espèce protégée, la mise en œuvre des tirs reste limitée par le nombre maximum de loups dont le prélèvement est autorisé chaque année, mais aussi par les critères des dérogations qui ne suivent pas nécessairement les besoins d'une étude scientifique.

Or, en science, il est difficile de conclure avec certitude lorsque le nombre de répétitions d'un phénomène est faible. Au cours de l'analyse par comparaison, nous avons d'ailleurs été confrontés à ce problème. En détaillant l'analyse des tirs par massif ou par saison, nous avons fini par analyser un faible nombre de cas (ex. 12 loups tués dans les Préalpes de Digne). Comment garantir, à partir de l'analyse d'une dizaine de loups tués, que l'effet observé se répètera systématiquement à chaque nouveau tir ? Non seulement les conditions environnementales peuvent changer, mais le tir peut concerner des loups de statuts différents. Au mieux, l'accumulation des tirs au fil des années peut être utilisée pour augmenter le nombre de cas analysés par contexte.

L'APPORT DE LA MODÉLISATION

En marge de l'analyse par comparaison avant/après, nous avons développé un modèle informatique qui simule l'effet potentiel des tirs sur la dynamique des meutes et leur propension à causer des déprédations. Pour construire le modèle et notamment simuler le comportement déprédateur des loups, nous nous sommes appuyés sur la littérature scientifique, mais aussi sur les informations récoltées auprès d'acteurs du territoire alpin (Centre d'Études et de Réalisations pastorales Alpes-Méditerranée [CERPAM], Institut pour la Promotion et la Recherche sur les Animaux de Protection [IPRA], éleveurs confrontés à la déprédation). Des hypothèses de comportement de déprédation ont alors pu être testées, notamment selon la vulnérabilité du bétail par rapport à celle des proies sauvages.

Ce modèle peut être paramétré pour représenter un certain contexte pastoral et environnemental. On peut alors simuler un grand nombre de tirs fictifs, ce qui permet de reproduire un grand nombre de fois les répétitions nécessaires pour établir une certitude scientifique (à condition que le modèle soit juste).

Les résultats issus de cet exercice de modélisation indiquent que le contrôle létal permettrait de réduire efficacement le nombre d'attaques dans les contextes où les troupeaux domestiques sont moins vulnérables à la prédation que les proies sauvages, par exemple car les conditions pastorales facilitent la mise en place de mesures de protection. Le contrôle ne provoquerait pas l'extinction locale des loups, malgré un taux de renouvellement plus élevé des meutes, témoignant de risques de dislocation plus élevés sous contrôle létal (pour une population simulée de 10 meutes, et un contrôle létal annuel de 20 % de la population, uniquement déclenché lorsque celle-ci dépasse 25 loups).

Cela signifie-t-il pour autant que le modèle nous permet de nous passer d'études de terrain ? Au contraire, le modèle a besoin d'être réaliste pour pouvoir fournir des résultats pertinents. Pour cela, il a besoin d'être alimenté le plus possible par des données de terrain. Les études de terrain localisées et la modélisation constituent donc deux approches complémentaires, l'une palliant les lacunes de l'autre et inversement.

VERS UNE GESTION PLUS CONTEXTUALISÉE DES ATTAQUES SUR TROUPEAUX

À l'issue de l'analyse par comparaison, il subsiste encore des incertitudes liées à l'indisponibilité de certaines données qui limitent la compréhension des effets des tirs dérogatoires sur les déprédations. Cependant, la thèse a souligné la pertinence de ce que serait une gestion plus contextualisée des attaques de loups par les tirs, c'est-à-dire ajustée aux situations locales. En effet, dans certaines situations, l'application des tirs a semblé avoir un effet sur la déprédation, tandis que dans d'autres situations, notamment le Mercantour où se trouvent de nombreux foyers de déprédation, l'application n'a pas permis de modifier la pression de déprédation. Les analyses à échelle réduite de l'effet des tirs, conjuguées à la modélisation, ou encore aux expertises locales comme celles du CERPAM (Bonnet & Golé 2021 par exemple), peuvent alors aider à adopter la meilleure stratégie en termes de gestion des attaques, que cela soit par les mesures de protection non létales ou létales.

Comment définir un contexte de gestion ? Les contextes pourraient correspondre aux foyers de déprédation, où chaque foyer pourrait faire l'objet d'un suivi et d'une gestion spécifique et adaptée. Nous avons conduit durant la thèse un travail d'identification statistique des foyers de déprédation (Grente *et al.* 2022). Au même titre que l'analyse de l'effet des tirs, la méthode tient compte de la durée d'exposition des troupeaux domestiques au risque de déprédation et permet d'identifier les foyers dont les niveaux d'attaques ne peuvent être expliqués uniquement par cette durée. Le résultat produit est une carte des groupes de pâturages appartenant aux mêmes foyers de déprédation statistiquement significatifs. Ces foyers peuvent alors être considérés comme des contextes à part entière, avec une dynamique de déprédation commune. Ils peuvent alors faire l'objet d'investigations plus poussées, à travers des études territoriales.

CONCLUSION

La thèse de Grente (2021) a montré que l'effet d'un tir dérogatoire de loup sur les dommages aux troupeaux d'ovins semblait dépendre à la fois du lieu, de la saison, mais aussi du nombre de loups tués lors du tir. *De facto*, il est impossible de tirer une seule et unique conclusion à l'effet du tir létal de loup à l'échelle nationale ou même régionale. Si dans certains contextes, comme le Mercantour, les tirs qui ont été appliqués de 2011 à 2020 n'ont pas semblé suffisants pour influencer le nombre de constats d'attaque, certains contextes semblent

avoir été plus propices à une réduction de la déprédation suite aux tirs, alors que d'autres contextes, plus rares, sont associés à une augmentation de la déprédation suite aux tirs.

La compréhension de cette disparité dans les résultats est à ce jour difficile à cause de l'absence de certaines données. Elle est pourtant indispensable, afin de garantir que le contrôle létal de loups soit utilisé au bon endroit et au bon moment, compte tenu de l'état de conservation de la population de loups en France. Pour cela, des collectes de données plus précises, sur le comportement des loups (par caméra thermique, colliers GPS, etc.), la présence et la mise en place des mesures de protection des troupeaux domestiques, ainsi que la distribution des proies sauvages, sur des espaces correspondant aux territoires de quelques meutes tout au plus, sont indispensables pour mieux identifier les conditions associées à la réussite ou à l'échec des tirs.

Remerciements

Nous remercions nos collaborateurs, Thomas Opitz d'INRAE, Nina Santostasi de l'Université de Rome La Sapienza, Thibault Saubusse et Éric Marboutin de l'OFB pour leurs contributions essentielles. Nous remercions les brigadiers de l'OFB, les éleveurs, les lieutenants de louveterie, ainsi que les membres du CERPAM, du Réseau de chercheurs Coadapht, de l'IPRA, du Parc national du Mercantour et du Réseau Loup-Lynx que nous avons rencontrés dans le cadre de la thèse et qui ont contribué à l'enrichir. Nous remercions Ricardo Simon de l'OFB pour son aide lors de la rédaction de l'article. Enfin, nous remercions Fridolin Zimmermann et un relecteur anonyme pour leur révision du manuscrit et leurs commentaires constructifs qui ont permis de l'améliorer.

RÉFÉRENCES

Ausband D., Mitchell M. S. & Waits L. P. 2017. — Effects of breeder turnover and harvest on group composition and recruitment in a social carnivore. *Journal of Animal Ecology* 86 (5): 1094-1101. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12707

Bonnet O. & Gole S. 2021. — *Diagnostic de vulnérabilité face à la prédation du loup GEAC de la Viste, commune de Curel*. Cerpam, Manosque, 22 p.

Brainerd S. M., Andren H., Bangs E. E., Bradley E. H., Fontaine J. A., Hall W., Iliopoulos Y., Jimenez M. D., Jozwiak E. A., Liberg O., Mack C. M., Meier T. J., Niemeyer C. C., Pedersen H. S., Sand H., Schultz R. N., Smith D. W., Wabakken P. & Wydeven A. P. 2008. — The effects of breeder loss on wolves. *Journal of Wildlife Management* 72 (1): 89-98. https://doi.org/10.2193/2006-305

Dobremez L., Bray F. & Borg D. 2016. — *Principaux résultats de l'Enquête pastorale 2012-2014 dans le massif des Alpes*. Irstea, Grenoble, 86 p.

Grente O. 2021. — *Understanding the Depredation Process in grey Wolf (*Canis lupus*) and its Interactions with Lethal Measures: Focus on the French Alpine Arc*. Thèse Université de Montpellier, 354 p.

Grente O., Saubusse T., Gimenez O., Marboutin E. & Duchamp C. 2022. — Wolf depredation hotspots in France: clustering analyses adjusting for livestock availability. *Biological Conservation* 267. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109495

IPRA-FJML 2020. — *Carnets d'observation : la meute sur son site de rendez-vous*. IPRA-FJML, Anzère, 9 p.

Landry J.-M., Borelli J.-L. & Drouilly M. 2020. — Interactions between livestock guarding dogs and wolves in the southern French Alps. *Journal of Vertebrate Biology* 69 (3). https://doi.org/10.25225/jvb.20078

Laporte I., Muhly T. B., Pitt J. A., Alexander M. & Musiani M. 2010. — Effects of wolves on elk and cattle behaviors: implications for livestock production and wolf conservation. *PLOS ONE* 5 (8): 1-9. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011954

Meuret M., Moulin C.-H., Bonnet O., Garde L., Nozieres-Petit M.-O. & Lescureux N. 2021. — Missing shots: has the possibility of shooting wolves been lacking for 20 years in France's livestock protection measures? *The Rangeland Journal* 42 (6): 401-413. https://doi.org/10.1071/RJ20046

Petridou M., Youlatos D., Lazarou Y., Selinides L., Pylidis C., Giannakopoulos A., Kati V. & Iliopoulos Y. 2019. — Wolf diet and livestock selection in central Greece. *Mammalia* 83 (6): 530-538. https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0021

Sand H., Eklund A., Zimmermann B., Wikenros C. & Wabakken P. 2016. — Prey selection of scandinavian wolves: single large or several small? *PLoS ONE* 11 (12): 1-17. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168062

Treves A., Krofel M., Ohrens O. & Van Eeden L. M. 2019. — Predator control needs a standard of unbiased randomized experiments with cross-over design. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7 (462): 1-14. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00462

Soumis le 14 juin 2022 ;
accepté le 17 novembre 2022 ;
publié le 5 avril 2023.