

GRANDS PRÉDATEURS

# Évolution du loup en France

par l'équipe Loup-Lynx, Unité prédateurs & animaux déprédateurs, Oncfs\* – Rédacteur Éric Marboutin

*Le développement du loup s'accompagne de nombreuses questions :  
Nous faisons le point sur son évolution, les difficultés de suivi  
et l'impact sur la faune sauvage*

**D**epuis son retour dans les Alpes françaises il y a 25 ans, la population de loup recolonise le territoire en lien avec les capacités de dispersion importantes bien connues chez cette espèce. Sous l'effet de la reproduction au sein des meutes déjà installées, des animaux quittent en effet chaque année leur zone de naissance, parcourant parfois plusieurs centaines de kilomètres, pour se sédentariser ensuite sur de nouveaux territoires. C'est ainsi que l'espèce est présente désormais jusqu'en Lorraine et sur le sud du massif vosgien, mais aussi dans le massif central et la partie orientale des Pyrénées. La zone de présence régulière détectée grâce aux investigations menées sur le terrain par le réseau de correspondants loup-lynx (plus de 3 000 personnes formées) est ainsi passée de moins de 1 000 km<sup>2</sup> dans le milieu des années 1990, à environ 30 000 km<sup>2</sup> vingt ans plus tard (cf. carte 1). ...



Jean-François Guittard

*Une espèce en phase d'expansion géographique*

\* Cet article reproduit les principaux résultats exposés lors des journées nationales 2017 de l'ANCGG, et obtenus à partir du travail de terrain des correspondants du réseau Loup-Lynx co-animé par l'Oncfs et les DDT des départements concernés.

## Un cœur démographique de population essentiellement alpin

Au sein de l'aire de présence détectée, la population de loups comprend des groupes d'animaux sédentarisés d'une part (dont certains constituent des meutes), et des individus isolés en dispersion ou en voie de sédentarisation. Bien sûr, la probabilité qu'un mâle en dispersion soit rejoint ensuite par une femelle (ou l'inverse), et fonde ensuite une nouvelle meute, est d'autant plus faible qu'il s'agit de territoires éloignés de la zone cœur de population, à savoir les Alpes où l'espèce a installé la quasi-totalité des meutes actuellement présentes. On assiste donc surtout à une concentration, dans le massif alpin, des groupes de loups sédentarisés, en lien avec des animaux subadultes parcourant des distances de dispersion relativement modérées. Le dernier bilan disponible (sortie d'hiver 2016/2017) montre une tendance de fond à l'augmentation du nombre de meutes et d'animaux sédentarisés : l'ensemble est regroupé sous la dénomination de zones de présence permanente, et se décompose en 42 meutes et 15 autres zones avec présence sédentarisée de l'espèce. Pour comparaison, les chiffres en sortie d'hiver précédent (2015/2016) étaient respectivement de 35 et 14 (cf. figure 1). Une seule meute est détectée en dehors du massif alpin.

## Le difficile exercice de dénombrer les loups

Comme pour toutes les autres espèces sauvages, estimer les effectifs de l'ensemble de la population constitue la question méthodologique la plus ardue à résoudre. En plus, dans le cas du loup, on a affaire à une espèce qui vit sur d'immenses territoires, à relativement faible densité, et pour laquelle des dénombrements directs par corps sont à proprement parler irréalisables. Il va donc s'agir d'une vraie

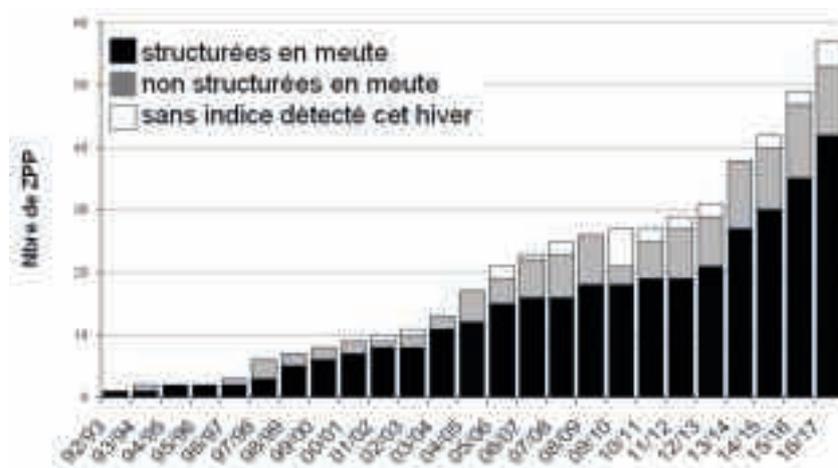


**Carte 1 : Représentation (maille de 10x10 km) de l'aire de présence détectée du loup en France**

estimation au sens mathématique du terme, en partant bien sûr du plus grand nombre possible de données de terrain collectées. En l'occurrence, ce sont les signatures génétiques individuelles détectées dans les échantillons biologiques recueillis qui constituent la base de l'estimation : les excréments, urines, et poils ramassés sur le terrain permettent d'identifier un certain nombre de loups chaque année. Cet échantillon d'animaux connus, dont la composition est renouvelée plus ou moins chaque année (de nouveaux loups étant détectés, d'autres ne l'étant plus), va servir à estimer de combien il faut corriger (à la hausse) le nombre de loups

détectés pour parvenir à une estimation fiable de l'ensemble des effectifs de la population. On a recours pour cela à une modélisation mathématique de type marquage-recapture, dans le cadre de laquelle le marquage et la recapture ne sont pas physiques, mais sont indirects via les signatures génétiques détectées. Au plus ces détéctions seront irrégulières d'années en années, au plus cela signifiera que l'échantillon de loups détectés est « dilué » dans une population conséquente. Le modèle mathématique utilisé sert donc à estimer la probabilité qu'un animal vivant ne soit pas détecté, puis cette probabilité sert à corriger l'erreur de sous-estimation des effectifs recensés. La dernière estimation d'effectif total date de la sortie d'hiver 2016/2017, et s'élève à une moyenne d'environ 360 individus. Comme il s'agit d'une estimation au sens mathématique, cette moyenne est entachée d'une incertitude qui peut se résumer par un intervalle de confiance dans lequel la vraie valeur de l'effectif a 95 chances sur 100 de se trouver : il est de 265 à 402 animaux. Par rapport à l'année précédente, l'effectif a augmenté d'environ 20 %. Si on calcule la croissance moyenne annuelle depuis que l'espèce est suivie, elle n'est « que » de l'ordre de 12 %, les effectifs ...

**Figure 1 : évolution annuelle (en sortie d'hiver) du nombre de zones où l'espèce est sédentarisée (appelées des Zone de Présence Permanente), selon qu'elles sont ou pas constituées en meutes**



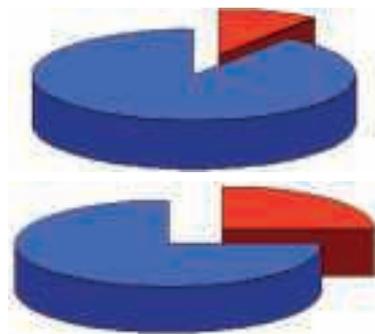
... augmentant plus ou moins d'une année à l'autre, voire même étant parfois stables sur de courtes périodes.

## Le loup : un régime alimentaire opportuniste

Sous le qualificatif d'opportuniste on sous-entend que les animaux vont adapter leur régime alimentaire au cortège de proies potentielles présentes, à leur abondance, et à leur vulnérabilité intrinsèque à la prédation. Au plus une espèce proie sera abondante et facile à capturer pour le loup, au plus il la consommera. Comme le lui permettent ses aptitudes physiques en tant que prédateur de forte corpulence, et son mode de chasse collectif en meute, le loup peut exploiter un large spectre de proies potentielles, qui, en France, sont pour une immense majorité des ongulés sauvages, suivi par les espèces domestiques. À partir d'un échantillon d'une dizaine de meutes pour lesquelles les restes alimentaires ont été analysés dans des centaines d'excréments en tout, on voit que, même si les ongulés sauvages sont les proies de loin les plus fréquentes, les proies domestiques (surtout des ovins) sont aussi consommées, particulièrement en été lors de la période de transhumance dans l'écosystème alpin (figure 2).

## Fréquence de consommation ne signifie pas forcément impact conséquent

La question de l'impact de la prédation par le loup sur les populations d'ongulés sauvages est parfois réduite à des calculs approximatifs de quantité d'ongulés consommés, par meute et par an, comparés ensuite aux autres causes de mortalités dont la chasse. Pour intuitives qu'elles paraissent, ces approches sont pourtant bien trop réductionnistes d'un phénomène



**Figure 2 :** Description du régime alimentaire du loup en France, déduit de la proportion des excréments provenant de 9 meutes analysées, et contenant comme proie principale des ongulés soit sauvages (en bleu), soit domestiques (en rouge), en hiver et au printemps (à gauche), ou en été et automne (à droite). Le loup consomme en grande majorité des ongulés sauvages, mais la proportion d'ongulés domestiques (ovins surtout) est plus forte lors des périodes de présence des troupeaux transhumants

beaucoup plus compliqué à évaluer. Certes la prédation du loup constitue un facteur de mortalité des ongulés, mais évaluer correctement son impact doit se faire en le mettant en perspective avec le fonctionnement démographique de la population de proies concernée. On imagine en effet, par exemple, assez facilement qu'une population de chevreuil manifestant une croissance excédentaire annuelle supportera plus facilement la prédation d'une meute qu'une population déjà en densité-dépendance. De même, selon que surviennent ou pas des aléas climatiques majeurs (hiver très enneigé, été caniculaire), il est légitime d'imaginer que la

prédation aura des conséquences différentes, notamment si elle se rajoute complètement ou seulement partiellement aux effets de ces facteurs externes. Une situation dans laquelle les loups tueraient surtout des proies âgées ou malades ayant déjà par ailleurs moins de chance de survivre aux basses températures hivernales, serait très différente d'une situation où le prédateur se nourrirait d'animaux de toute classe d'âge ou de condition physique. C'est avec l'objectif de mesurer précisément la mortalité des ongulés sauvages soumis à la prédation du loup, en lien avec ces facteurs externes, qu'un programme de recherche s'est déroulé pendant 7 ans sur le territoire d'une meute dans le massif du Mercantour. Près de 300 ongulés (chamois et chevreuils principalement) ont été capturés et équipés de colliers VHF permettant ensuite d'estimer leur survie, et de la comparer avec celle d'autres animaux vivant sur une zone sans meute (cf. tableau 1). La survie des chevreuils était significativement diminuée par la combinaison des effets d'hivers très enneigés et de la prédation du loup. Sur la zone sans loup, la survie ne variait pas significativement que les hivers soient très enneigés ou pas. Pour le chamois, la survie était normale et ne diminuait en zone avec loup qu'en cas de combinaison avec l'occurrence d'épisodes de kérato-conjonctivite. Ces résultats illustrent bien la complexité qu'il y a à mesurer l'impact de la prédation,

**Tableau 1 :** survie annuelle des chevreuils équipés de colliers VHF selon qu'ils étaient sur une zone du Mercantour en présence d'une meute de loups, ou sur le massif des Bauges sans loup. (Source : Faune Sauvage 306, 24 – 36)

	hivers 'normaux'	hivers très enneigés
Mercantour n=42	0.90 [0.76-0.96]	0.73 [0.62-0.82]
Bauges n=46	0.92 [0.86-0.96]	



qui va s'exercer différemment selon l'influence d'autres facteurs externes (climat, pathologies).

A ces effets « directs » de la prédation sur la survie des ongulés, doivent aussi être ajoutés des effets « indirects », moins bien connus mais tout aussi ardu à mesurer, tels l'influence de la pression de prédation sur le comportement des animaux (vigilance, regroupements ou dilution dans l'espace, utilisation d'habitats différents « refuges ») et dont l'exposé dépasse le cadre de cet article (cf. *Faune Sauvage* 306, art. cit. pour compléments d'information).

## Conclusion

La population de loup colonise toujours de nouveaux territoires, et même si des individus sont sédentarisés en dehors des Alpes, c'est toujours sur ce massif que le développement démographique est le plus conséquent. Le dernier bilan y fait état d'une augmentation significative du nombre de meutes (+ 7 en un an), sans qu'il soit pour autant possible de prévoir si cette tendance se confirmera ou pas les années suivantes. Le loup est une espèce territoriale c'est-à-dire que différents groupes sédentarisés entrent d'autant plus

en concurrence qu'ils sont voisins, avec l'objectif de défendre l'accès aux ressources (proies) que les habitats concernés contiennent. Comme pour toute espèce, les ongulés sauvages y compris, il y a donc une sorte de « capacité d'accueil » limite sur le plan écologique, qui, chez le loup, peut en théorie se résumer à l'espace disponible. La présence généralisée et la diversité actuelle des ongulés sauvages, proies principales, ne constituent en

effet probablement pas un facteur limitant – cf. les diverses publications du Réseau Ongulés sauvages Oncfs/Fdc. Au fur et à mesure que l'espace écologique disponible pour de nouvelles meutes se réduira dans les Alpes, la colonisation s'exercera donc en théorie de plus en plus vers d'autres régions. Rien ne permet cependant de prédire à quelle vitesse cela se réalisera ni comment cette colonisation s'organisera dans l'espace.

E. M.

### *Le mouflon, une proie privilégiée lorsqu'il est présent en nombre*



Gérard Bedarida