

*UNIVERSITE MONTPELLIER 2*  
*-SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-*

**T H E S E**

Discipline : Biologie des populations et Ecologie Evolutive  
École doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,  
Hydrosciences, Environnement (SIBAGHE)

Dynamique et conservation des populations difficilement  
observables : cas d'étude de la recolonisation du loup dans  
les Alpes françaises

Par

Lucile MARESCOT

Soutenance prévue le 3 décembre 2012

James D Nichols	USGS Patuxent Wildlife Research Center	Rapporteur
John Linnell	NINA Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim	Rapporteur
François Sarrazin	Université Pierre Marie Curie, Paris	Examineur
Jean-Louis Martin	Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier	Examineur
Christophe Duchamp	Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Gap	Invité
Guillaume Chapron	Grimsö Wildlife Research Station, Suède	Co-directeur de thèse
Olivier Gimenez	Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier	Directeur de thèse

## REMERCIEMENTS

---

Cette thèse est née des efforts d'Olivier Gimenez, mon directeur de thèse, de Christophe Duchamp et d'Eric Marboutin mes encadrants de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Je les remercie profondément tous les trois de m'avoir donné cette chance unique de travailler sur une espèce aussi fascinante. Je souhaite exprimer ma sincère gratitude à l'ONCFS qui a entièrement financé cette thèse ainsi qu'à l'ensemble de ses employés qui m'ont permis d'accéder librement à leurs données et d'accomplir mon sujet avec une grande autonomie et ceci dans un excellent esprit d'équipe. Je ne pouvais définitivement pas espérer mieux. Je suis sincèrement reconnaissante envers le centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier qui m'a accueilli pendant 3 ans et où j'ai bénéficié de toute la logistique nécessaire pour réaliser cette thèse. Je souhaite exprimer mes profonds respects pour les chercheurs de l'équipe Biométrie. Ce fut très enrichissant de travailler dans une équipe aussi dynamique, aux côtés de Jean-Dominique Lebreton, Roger Pradel, Rémi Choquet et bien sûr avec toi Olivier, le meilleur directeur de thèse qu'on puisse rêver. Un grand merci à mon co-directeur, Guillaume Chapron qui m'a également orientée dans ma thèse et qui m'a accueillie pendant un mois au centre de recherche de Grimso en Suède. Merci Guillaume d'avoir toujours été là pour déboguer à la fois mes codes et le cerveau qui allait avec. Guillaume et Olivier vous m'avez fait découvrir le côté stimulant et addictif de la modélisation, ou si je puis le dire, de la « geek attitude ».

Mes remerciements vont également à Jim Nichols et John Linnell qui me font l'honneur d'être les rapporteurs de ma thèse. Jean Louis Martin, François Sarrazin et Christophe Duchamp, je vous suis très reconnaissante d'avoir accepté de participer au jury.

Je remercie aussi toutes les personnes qui ont pris le temps de participer aux comités de thèse et à d'autres réunions et qui m'ont aidée à avancer dans ma thèse. Je pense en particulier à Michel Catusse, Pierre Migot, Jean-Michel Gaillard, Sandrine Maurice, Christian Miquel, Clément Calenge, Marie Charpentier, Nathalie Espuno, Iadine Chadès, Paul Fackler, Olof liberg, Virginie Maris, Raphael Mathevet, Coralie Mounet, Carole Ropars-Collet...

Je souhaite une fois de plus remercier mille fois mon directeur Olivier Gimenez, qui m'a toujours encouragé à solliciter les personnes en charge du terrain, ainsi qu'à prendre des

vacances, les deux étant bien sur indispensables à toute thèse de CCDLO (C.. Collé Derrière L'Ordinateur, terme inventé par l'équipe des boulets à l'origine d'une publication scientifique). Merci donc à mes 4 encadrants Olivier, Guillaume, Christophe et Eric d'avoir toléré mes envies incessantes de participer au suivi de l'espèce et d'apprendre sur le terrain comment interagissent les acteurs concernés par la présence du loup.

Dans la continuité des opportunités de terrain, je remercie, Cyril, Mattia, Pablo, Eleonor, et Yuki. J'ai eu plusieurs fois l'occasion de suivre les pistes des loups équipés de collier GPS en ski de randonnée en Suède. Je remercie aussi Malory Randon qui m'a invitée à participer à une journée de suivi hivernal au pied du plateau du Vercors, où se trouve la meute de Bouvante. Je ne sais comment exprimer mes remerciements pour Gérard Millischer qui m'a proposé de l'accompagner suivre la piste du loup du côté de Molliere dans le Mercantour. Là, j'ai eu l'opportunité unique de pouvoir observer quelques secondes, 3 individus à une trentaine de mètres. Donc merci Gégé, grâce à toi j'ai pu poser un regard sur une espèce que je ne voyais jusque-là qu'en 0 et en 1. J'ai aussi eu la chance de participer à plusieurs sessions de hurlement provoqué dans le massif des Monsges, dans le Queyras, à côté de Barcelonnette et c'est finalement à Agnelles que j'ai frissonné sous le son des hurlements d'une meute. Merci donc à tous les agents de l'ONCFS, en particulier à Yannick Léonard et Christophe Duchamp de m'avoir invitée à participer chaque été aux hurlements provoqués.

Merci également à Emmanuel Briaudet pour la formation des correspondants du réseau Loup-Lynx à Vassieux en Vercors. J'ai beaucoup apprécié la pédagogie avec laquelle les organisateurs du stage nous ont appris à reconnaître les indices de présence du loup et l'origine des attaques sur les ongulés domestiques et sauvages. J'ai beaucoup apprécié la neutralité de leur discours et leur effort à laisser chaque correspondant exprimer librement leur opinion au sujet du loup.

Je souhaiterais également remercier l'association A pas de loup et en particulier Céline Di Nota qui m'a encouragée à participer au programme de volontariat Loupastre pour soutenir les éleveurs affrontant chaque année des attaques de loups sur leur cheptel. Je remercie aussi Christelle Durand pour m'avoir accueillie dans sa bergerie au cours de ce stage d'initiation à la vie pastorale.

Enfin, arrivent les remerciements à toute ma famille et mes amis. Tout d'abord un grand merci à ma mère et mon père qui m'ont soutenue jusqu'au bout. Plus que de me soutenir

moralement et physiquement, vous avez eu le courage de lire en entier cette thèse qui n'est sans doute pas toujours facile à comprendre. Merci donc pour votre aide sur l'orthographe et la traduction. Merci Martine, ton esprit critique de journaliste m'a aidé à améliorer mon introduction. Merci à mes sœurs, Yoanna et Clémence, pour m'avoir fait les courses et m'avoir maintenue en forme. Merci Fred pour ton brunch du dimanche matin, tes croissants aux amandes et ton sens du relativisme. Merci à tous mes amis qui m'ont toujours suivi dans mes folies fêtardes et aventurières. Merci Sarah, je n'oublierais jamais ces années de thèse partagées avec toi dans le même bureau, et merci Mathieu pour ta patience. Merci bien sûr à tous les autres membres des boulets team, en particulier à notre championne de boxe Laetitia, à notre grande escaladeuse Ana, à Guillaume Mr oies des neiges, à Marine Mlle je veux sauver Willy, à Marlène et Sabrina Mlles sanglier, à Elena Mlle chauve-souris. Merci à toute l'équipe de volley, à l'équipe de basket et à beaucoup d'autres amis du CEFÉ, Gaia, Erika, Steve, Blaise, Aggeliki, les Julies, Fitsum, Thomas, Delphine, PAC... Merci à tous mes amis rencontrés en Guyane avec qui je partage encore des liens forts, merci à toute ma grande famille d'Agro, en particulier la Brune, la petite Marie, Kiki, Marie-so, Carsi, Séraphine, Bacchus, Dropé, Yaya, PY, l'Abeille, Mélanie, Julioff... Enfin merci à mes amis d'enfance que je n'ai jamais perdus de vue, Marietta, Salma, Hind et surtout Elsa, Fanny et Charlotte, les fondatrices du clan des loups de la classe de CM2. Je vous remercie les filles vous m'avez toujours encouragée à poursuivre mes rêves.

## SOMMAIRE

---

Introduction .....	1
Quelles sont les origines des conflits modernes entre Homme et faune sauvage ?.....	3
Quelles sont les causes des conflits modernes entre Homme et faune sauvage ?.....	5
Pourquoi certains conflits sont-ils plus intenses que d'autres ?.....	13
Comment atténuer ces conflits et favoriser la coexistence ? .....	18
Chapitre 1 : Evaluation des stratégies actuelles de gestion et nouvelles propositions .....	35
1. Quels sont les objectifs juridiques ?.....	36
2. Formalisation mathématique des objectifs .....	46
3. Conclusion.....	52
Chapitre 2 : Indicateurs démographiques pour la gestion/conservation du loup en France .....	53
1. Méthodes non-invasives pour le suivi des grands carnivores .....	54
2 Le suivi du loup en France : une approche pluridisciplinaire.....	55
3. Hétérogénéité individuelle de détection (Article 1) .....	62
4. Comment remédier au problème d'hétérogénéité individuelle (Article 1).....	65
5. Estimation du taux de croissance et hétérogénéité individuelle de détection .....	73
6. Conclusion.....	75
Chapitre 3 : Dynamique des populations de loups.....	76
1. Biologie et cycle de vie du loup.....	78
2. Description des deux modèles démographiques .....	80
3. Discussion.....	95
Chapitre 4 : Une proposition pour concilier conservation et contrôle du loup en France .....	99
1. Présentation et application de la méthode Programmation Dynamique Stochastique .....	100
2 Résultats des stratégies optimales pour la gestion du loup.....	115
3. Discussion.....	128
Conclusions et perspectives.....	132
Incertitudes et limites dans la formalisation des objectifs.....	133
Comment planifier un protocole de suivi en minimisant les incertitudes ?.....	140
Quelles actions, sous quel modèle, pour quelles perspectives ? .....	143
Gestion adaptative.....	149
Conclusion générale.....	157
BIBLIOGRAPHIE.....	159

*Introduction*

ARTICLE 1 .....	189
Capture-Recapture Population growth rate as a robust tool against detection .....	189
ARTICLE 2 .....	190
Reducing matrix population models with application to social animal. ....	190
ARTICLE 3 .....	191
Complex decisions made simple: a primer on Stochastic Dynamic Programming. ....	191
ARTICLE 4 .....	192
Using Stochastic Dynamic Programming to delineate an optimal harvest policy for wolf management in France. ....	192
ANNEXE A .....	193
Estimating Adult Survival from a Mark-Recapture Study: Potential Bias from Undetected Capture Heterogeneity. ....	193
Annexe B : Estimation des effectifs et du taux de croissance ave les données 2007.....	194
ANNEXE C .....	198
How can quantitative ecology be attractive to young scientists? Balancing computer/desk work with field work. ....	198

*Introduction*

*La connaissance progresse en intégrant en elle l'incertitude, non en l'exorcisant.*

*Edgar Morin*

## INTRODUCTION

---

Les sérieuses menaces qui pèsent sur la faune sauvage (Wilson 1992) et sur les pratiques traditionnelles du monde rural (Dounias 2011) soulignent l'urgence de leur protection mutuelle qui implique une connaissance sur les causes et les incertitudes à l'origine de leurs déclin. Ce constat conduit à la question : comment aider à leurs protections mutuelles ? Pour y répondre, il est nécessaire de considérer les causes de leurs déclin, de connaître plus finement les interactions entre les antagonistes et de cerner les zones d'ombre. C'est-à-dire, il nous faut réfléchir à ce que l'anthropologue Claude Lévi Strauss nommait en 2005 : « La difficulté croissante de vivre ensemble ». Il ne fait pas de doute que la croissance continue de la population humaine est source de conflits de plus en plus nombreux entre hommes et animaux sauvages face à des ressources naturelles de plus en plus rares. D'une part, la pression exercée par les différentes activités humaines sur l'environnement est la cause de la raréfaction ou de la disparition d'un grand nombre d'espèces (Brosch 2002 ; Arlettaz et al. 2011 ; Lenzen et al. 2012). D'autre part, l'émergence d'une conscience environnementale dans les années 1970 a permis à certains groupes d'espèces, comme les grands prédateurs, souvent perçus comme « espèces nuisibles », de bénéficier aujourd'hui de statuts de protection. De nombreuses lois interdisant l'exploitation de ces espèces leur ont permis d'échapper à une extinction certaine dans plusieurs pays et de permettre leur retour dans d'autres (Tableau 1, Gittleman et al. 2001). La protection d'espèces jugées nuisibles au développement de communautés locales implique une contrainte majeure en biologie de la conservation et soulève de nombreuses questions d'éthique (Maris 2010). La conservation de la diversité biologique concerne-t-elle en priorité le patrimoine génétique, l'individu, l'espèce, ou son rôle dans l'écosystème (Moritz 1994)? Comment protéger les espèces menacées sans le faire au détriment des sociétés humaines (Rands et al. 2010)? Qu'entendons-nous par au détriment des sociétés humaines ? Pouvons-nous cohabiter avec de telles espèces ou cette rivalité mène-t-elle nécessairement à leur exclusion compétitive ? Pour répondre à de tels enjeux, il est nécessaire de comprendre les causes et origines de ces conflits.



## QUELLES SONT LES ORIGINES DES CONFLITS MODERNES ENTRE HOMME ET FAUNE SAUVAGE ?

---

Les premiers cas de conflits homme-faune (CHF) remontent sans doute à la sédentarisation de l'homme du Néolithique. Ils se sont accrus avec la révolution agricole puis industrielle (Woodroffe et al. 2005) et l'accroissement de la population. La destruction massive des habitats favorables à de nombreuses espèces pose un problème majeur. De plus en plus d'espèces sauvages doivent s'adapter aux milieux ruraux, voire péri-urbains, et se retrouvent ainsi en compétition plus ou moins directe avec les habitants de ces milieux (Linnell 2012 ; Treves & Karanth 2003). Actuellement, un des plus grands enjeux environnementaux porte sur la déforestation qui fragmente toujours plus le domaine vital d'espèces, telles que les éléphants, les singes, les tigres et les léopards. Ces animaux sauvages sont contraints d'occuper d'autres milieux que les forêts et de venir se nourrir des cultures et du bétail des communautés locales, elles-mêmes obligées de lutter contre les aléas de l'environnement (sécheresse, inondation) et du marché mondial (Naughton- Treves & Treves 2005).

En Europe Occidentale, l'augmentation des interactions entre faune sauvage et homme s'explique, non plus par la destruction d'habitats naturels- déjà fortement anthropisés- mais plutôt par un retour de milieux sauvages et par des mutations dans les politiques agro environnementales. La déprise agricole et l'urbanisation ont entraîné une recolonisation du couvert forestier, favorisant le retour de nombreux ongulés sauvages et, parfois même, de certains grands carnivores. Un des cas les plus spontanés fut la recolonisation des Alpes par le loup, en plus de 20 ans de mutation paysagère (Fabbri et al. 2007). La déprise agricole en France a transformé le paysage alpin et s'est traduit par une fermeture progressive du milieu agro pastoral et la perte progressive de la tradition de chasse. En parallèle, le mouflon (*Ovis gmelini*) a été introduit en 1949, le bouquetin (*Capra ibex*) réintroduit en 1959 (Maillard 1999 cité dans Espuno 2004) et des parcs régionaux et nationaux ont été créés (Vercors en 1970, Queyras en 1979 et Mercantour en 1979). Ces divers facteurs ont été favorables au développement populations d'ongulés sauvages. Un petit noyau populationnel de loups qui persistait à l'intérieur de l'Italie a pu, à son tour, recoloniser les Alpes dans le début des années 1990 (Fabbri et al. 2007). La convention de Berne, suivie de la directive Habitat,

## Introduction

respectivement ratifiées par la France en 1990 et 1992, en fit au même moment une espèce protégée (Loubert-Davaine, 2004).

En Norvège et en Suède, à l'instar de la France, le retour du loup, fut entièrement lié à sa protection dans les années 1970 ainsi qu'à l'arrivée d'immigrants en provenance de Finlande au début des années 1980. Auparavant, l'habitat de ces régions lui était certes favorable mais le contexte législatif ne lui était guère propice (Linnell et al. 2005). Un autre exemple est celui du lynx boréal, revenu en Europe de l'Ouest suite à plusieurs programmes de réintroduction conduits par un groupe international de naturalistes. La Suisse en 1971, La Slovénie en 1973, l'Allemagne en 1974, l'Italie en 1975, l'Autriche en 1978 et enfin la France en 1983 autorisèrent ces campagnes de réintroduction du lynx des Carpates qui déclenchèrent, à l'époque, de virulentes contestations parmi les chasseurs et les éleveurs (Breitenmoser 1998). Même destin pour l'ours, après une extinction fonctionnelle au début des années 1980, on le voit réapparaître dans les Pyrénées, grâce à des campagnes de réintroduction d'individus venus de Slovénie, en 1996 (Chapron et al. 2003).

Les interactions de plus en plus nombreuses entre le monde rural et la faune sauvage résultent donc de changements concernant le territoire (destruction d'habitats, ou retour « du milieu naturel »), mais aussi de transformations sociopolitiques (lois de protection d'espèces sauvages et de leurs habitats, programmes de réintroduction). L'ensemble des facteurs sociologiques, économiques et politiques qui sous-tendent ces conflits ne font pas l'objet de ma thèse, mais permettent néanmoins de justifier la démarche que nous détaillons par la suite.

Pour toutes ces raisons, de nombreuses espèces fréquentent aujourd'hui des milieux également utilisés par l'homme qui se sont révélés favorables à des espèces généralistes (Batman & Fleming 2012, pour les mésocarnivores ; Vijayan & Pati 2002 et Lenin (2010), pour le léopard en Inde *Panthera pardus fusca* ; Naughton-Treves & Treves 2005 pour l'éléphant *Loxodonta africana*). Cet opportunisme a été exploré dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal qui soutient que les espèces animales maximisent leur valeur sélective, entre autres, par un compromis dans leur choix alimentaire (McArthur & Pianka 1966). Elles privilégient de maximiser l'énergie apportée par l'aliment en minimisant l'énergie nécessaire pour s'approvisionner (Schoener 1971). La haute valeur nutritive des aliments ainsi que la facilité de leur acquisition déterminent leur choix de consommation.

## *Introduction*

Ainsi, il arrive que des loups consomment des brebis, moins vigilantes et parfois plus disponibles que des proies sauvages (Espuno 2004) et que l'éléphant ravage des champs de maïs dont l'accès est plus aisé qu'une forêt dense (Naughton-Treves & Treves 2005). Cette analyse reste, toutefois, un cadre théorique. Les causes des dommages occasionnés sur les activités humaines sont évidemment bien plus complexes et difficiles à déterminer (Linnell et al. 2010).

Nous pouvons regrouper les causes des conflits en plusieurs catégories. Elles peuvent être directes, sous la forme de la prédation (l'homme est considéré comme une proie qui lui-même chasse les espèces pour les consommer ou les commercialiser) ou indirectes via la transmission de maladies ou, par cascade trophique (Woodroffe et al. 2009, Linnell et al. 2010). Elles peuvent également se traduire par de la compétition interspécifique. Nous nous intéressons surtout à ce dernier type de conflits en particulier lorsque la compétition concerne la guildes d'espèces homme-grand prédateur.

## QUELLES SONT LES CAUSES DES CONFLITS MODERNES ENTRE HOMME ET FAUNE SAUVAGE ?

---

### ATTAQUES MORTELLES SUR L'HOMME

Les nombreux cas de prédation de grands carnivores sur l'homme sont à l'origine de la peur que suscitent ces animaux et de l'acharnement à les détruire, existant dans de nombreuses civilisations humaines. Ce sentiment ancestral s'expliquerait, selon Ulrich (1993), par un déterminisme génétique du comportement biophobique qui aurait été sélectionné lors de la colonisation de l'Eurasie par l'homme. Les grands prédateurs représentaient, sans doute, une sérieuse menace pour leur survie (Ulrich 1993 cité dans Mech and Boitani 2003). Cet « engrammage » de la notion de danger expliquerait, en plus des raisons commerciales et des conflits avec l'élevage, pourquoi de nombreuses sociétés humaines ont exterminé plusieurs espèces de grands prédateurs (le loup d'Amérique du Sud *Canis dirus*, le loup du Japon *Canis lupus hattai*; le lion d'Europe, *Panthera leo europaea*; le

## Introduction

léopard de Berbérie, *Panthera pardus panthera* ; le tigre de la Caspienne, *Panthera tigris virgata* ; Broswimmer 2002).

Les grands félins continuent de faire peur et ont, dans certains pays, la réputation d'être les plus « grands mangeurs d'hommes » (lions, *Panthera leo*, Saberwal *et al.* 1994 ; léopards, *Panthera Pardus*, Vijayan and Pati 2002 ; tigres, *Panthera tigris* Nyhus & Tilson 2004). Aux Etats-Unis, les attaques de puma (*Felis concolor*) ont augmenté suite à l'extension de zones périurbaines, rognant sur leur habitat (Beier 1991). De même, chaque année, plusieurs accidents mortels sont causés par les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*) dans les parcs naturels d'Amérique du Nord : celui-ci attaquant l'homme par défense ou par prédation (Herrero 1985). Les attaques mortelles enregistrées ne concernent pas seulement les grands carnivores. Chaque année, plus de 400 personnes sont tués en Inde par les éléphants (Linnell 2010). Quant à l'hippopotame, il est considéré comme l'animal le plus dangereux pour l'homme en Afrique (Woodroffe *et al.* 2005).

Pour le loup, l'évolution ne va dans le même sens. Si, entre le XVe et XXe siècle, des historiens ont répertorié en France des attaques de loups, fréquentes sur des enfants et plus rares sur des adultes, la majorité des cas étudiés résultaient des effets de la rage (Alleau 2011 ; Moriceau 2007). Depuis le 20ème siècle, par contre, très peu d'attaques de loups sur l'homme ont été répertoriées aussi bien en Europe qu'en Amérique du nord (Mech & Boitani, 2003).

## IMPACT DE SECOND ORDRE

Il existe aussi des cas de CHF qualifiés d'ordre secondaire. Ceux-ci résultent de cascades d'interactions. Les sources de tels conflits et les méthodes pour y remédier sont souvent difficiles à déterminer (Linnell *et al.* 2010). Une étude récente montre, par exemple, comment le rendement de la pêche peut être gravement affecté par la présence de tortues olive (*Lepidochelys olivacea*), une espèce pourtant herbivore (Arthur & Shanker 2010). Les communautés locales ont fait l'hypothèse suivante : ces tortues marines surconsommaient les algues et autres plantes aquatiques affectant ainsi la croissance de nombreuses espèces de poissons (Arthur & Shanker 2010). Cette hypothèse fut ensuite validée par les scientifiques.

## Introduction

Il peut donc arriver que la protection d'une espèce emblématique menace d'autres espèces par un réseau d'interactions. Dans ce cas, la mise en place de programmes de conservation peut créer des tensions non pas seulement entre différents groupes d'acteurs (e.g., chasseurs, éleveurs, gestionnaires, naturalistes) mais aussi entre scientifiques (Gittleman et al. 2003). Une étude de Sillero-Zubiri & Gotelli (1991) au Kenya montre des effets néfastes de la prédation de l'hyène tachetée *Crocuta crocuta* sur les jeunes rhinocéros noir, *Diceros bicornis*. Des études montrent également que les populations de lions peuvent avoir, via la compétition, un impact négatif sur des espèces menacées d'extinction comme le guépard (*Acinonyx Jubatus*) et les lycaons (*Lycaon pictus*) (Creel & Creel 1996 ; Scheepers & Venzke 1995). En Indonésie, le dhole (*Cuon alpinus*), un prédateur en danger d'extinction, est responsable du déclin d'une autre espèce, elle aussi menacée, le banteng (*Bos javanicus*). La protection du banteng implique donc la régulation d'un carnivore protégé (Hedges & Tyson 1996 cité dans Gittleman et al. 2003).

Un autre type de conflit d'ordre secondaire porte sur la transmission de maladies zoonoses. Beaucoup de carnivores peuvent entretenir des conflits sociaux à travers leur rôle de vecteurs de maladie. Ainsi, en Angleterre, les blaireaux (*Meles meles*) véhiculent la tuberculose bovine et la transmettent au bétail (et vice versa). Cette maladie est responsable d'importantes pertes économiques pour l'industrie de la viande (Woodroffe et al. 2006). Pourtant les programmes intensifs de contrôle de la population de blaireaux n'ont pas réussi à réduire la prévalence de cette maladie. Les tirs n'étant pas ciblés, cette population, à forte structure sociale, a connu une forte dispersion d'individus solitaires aggravant la transmission de la tuberculose (Woodroffe et al. 2009).

### L'IMPACT SUR LES ACTIVITES CYNEGETIQUES

Un autre conflit classique, lié à la guildes écologique Homme-Prédateur, résulte d'une compétition pour le gibier. Les grands prédateurs sont, en effet, reconnus pour leur rôle régulateur sur les populations d'ongulés sauvages (Peterson & Page 1988 ; Gasaway et al. 1992 ; Hebblewhite et al. 2005). Même si le loup a très rarement (Mech & Karn 1977) éradiqué une seule de ses proies, il est souvent accusé d'être responsable du déclin de populations exploitées, comme l'élan d'Alaska (Gasaway et al. 1992). Or, les huit années d'études de Gasaway et al (1992) montrent que les chasseurs tuent entre 10 et 100 fois plus

## *Introduction*

d'élan dans les zones où les populations de loups sont contrôlées. Cet effet plus ou moins limitant de l'espèce sur l'élan dépend très fortement de la présence de proies alternatives comme le caribou mais aussi de la présence d'autres carnivores comme l'ours (Ballard 1987).

L'acceptabilité des grands carnivores est assez hétérogène selon les différents groupes cynégétiques (Mounet 2007). En Suisse, la réintroduction du lynx a déclenché d'importantes controverses au sein des fédérations de chasseurs qui le rendent responsable d'un déclin des populations de cervidés (Breitenmoser et al. 1999). Par contre l'effet limitant des grands prédateurs sur les populations de méso carnivores est apprécié des chasseurs de perdrix, de lagopèdes, et autre gibiers généralement consommés par le renard, et autre petits carnivores (Reynolds & Tapper 1996). La tendance générale montre également qu'il y a souvent une meilleure tolérance des espèces quand elles sont elles-mêmes susceptibles d'être chassées (Linnell et al. 2001).

**Tableau 1:** Synthèse des statuts de protection des grands carnivores en Europe. Les abréviations CB et DH sont, respectivement, pour la Convention de Berne et la Directive Habitat. Le signe \* représente les pays hors de l'Union Européenne. Le terme quotas est employé pour les espèces protégées mais soumises à un certain nombre de prélèvements annuels réalisés. Le terme dérogation est utilisé pour des tirs occasionnels

Statut de conservation /gestion	Loup ( <i>Canis Lupus</i> )	Ours ( <i>Ursus arctos</i> )	Lynx ( <i>Lynx lynx</i> ) ( <i>Lynx pardinus</i> )	Gloutons ( <i>Gulo gulo</i> )
Scandinavie	Chasse protégée en Norvège* Protégé mais avec quotas en Suède (chasse de protection depuis 2010) et en Finlande (par le gouvernement). Elimination dans les zones d'élevage de rennes	Protégé avec quotas en Norvège*, Finlande, et Suède	Chasse protégée (Norvège*) Protégé par la CB et DH avec quotas (Finlande et Suède)	Protégé avec quotas dans les 3 pays
Alpes/Jura/Vosges	Protégé en Allemagne et Italie (DH). Protégé avec quotas en France (DH) et en Suisse* (CB)	Protégé en France, Suisse*, Allemagne et Autriche	Protégé (Suisse, Autriche, France, Italie, Allemagne)	-
Péninsule ibérique	Protégé au Portugal (DH) Chasse légale en Espagne	Protégé en Espagne	Protection du Lynx ibérique en Espagne	-
Baltiques	Protégé avec quotas de chasse en Estonie, Lettonie, Lituanie Protégé avec dérogation en Pologne	Protégé en Estonie et Lettonie (CB)	Quotas de chasses (Estonie, Lettonie)	-
Carpatés	Quotas de chasse en Roumanie (DH) Protégé en Slovaquie (DH), avec dérogation en Slovénie (DH)	Protégé République Tchèque (DH), Pologne (DH) et Ukraine*, protégé avec des quotas en Slovaquie Chassé en Roumanie	Quotas de chasse en Roumanie (DH) Protégé par la CB en République Tchèque, Pologne et Slovaquie	-
Balkans	Protection nationale avec dérogations en Albanie* et Hongrie. Protégée en Grèce (DH). Chassé toute l'année en Macédoine	Protégé par la DH en Grèce, Hongrie, Macédoine et par la CB au Montenegro*, Serbie*	Protection stricte par la DH en Grèce, Macédoine et par la CB en Serbie*, Albanie*, Montenegro*	-
Dinariques	Protection Nationale avec dérogation en Slovénie et avec quotas en Croatie* Chassé toute l'année en Bulgarie (DH)	Protégé par la DH avec des quotas en Bulgarie et Slovénie	Quotas de chasse en Slovénie et Croatie* Chasse et piégeage légaux en Bosnie* Totalement protégé en Bulgarie (DH)	-
références	(Mech & Boitani 2003) (Salvatori & Linnell 2005)	(Servheen et al. 1999) <a href="http://www.lcie.org/">http://www.lcie.org/</a>	(Cop & Frkovic 1998) (Salvatori et al 2008)	(Landa et al. 2000)

## *Introduction*

Les CHF se traduisent également par de la compétition pour les ressources cultivées ou élevées par l'homme. Chaque année, les dégâts sur les cultures agricoles imputés aux éléphants causent la perte de plusieurs millions de dollars (Sukumar 2000 pour l'Inde, Osborn 2004, Zimbabwe, Naughton-Treves *et al.* 1999 pour une revue des conflits en Afrique). Même si, à l'échelle nationale, d'autres espèces comme les cercopithèques et les babouins sont responsables des plus grands pillages de cultures, les dégâts que cause l'éléphant sont très hétérogènes et peuvent conduire à la faillite d'exploitations en une seule nuit de ravage (Naughton-Treves *et al.* 1998).

Notons qu'il manque souvent aux études menées une mise en perspective de ces dégâts avec d'autres pertes liées aux maladies et aux accidents naturels. En Norvège, où 35% du territoire est recouvert de forêts, la densité humaine est très nettement inférieure à celle de l'Inde ou de l'Afrique. Pourtant, les conflits avec la faune y sont tout aussi intenses. Une partie de la population scandinave reste hostile aux grands herbivores et aux carnivores, du fait de leur impact sur les activités sylvicoles et sur l'élevage. Les pertes agricoles ou forestières, liées au surpâturage de l'élan, (*Alces alces*) provoquent d'importantes répercussions économiques (Storaas *et al.* 2001). Pourtant l'élan reste l'animal emblématique de la Norvège. Il est donc important de mettre en balance la valeur culturelle, émotionnelle et récréative de cet animal d'un côté et les dégâts qu'il provoque d'un autre côté, lorsqu'on veut mesurer son acceptabilité sociale. Les pertes économiques dues aux élans, même si elles sont importantes, sont socialement mieux acceptées que celles causées par leurs prédateurs carnivores. Elles sont mieux tolérées pour les raisons culturelles déjà mentionnées mais aussi et surtout parce qu'elles sont compensées par des droits de chasse (Linnell *et al.* 2010). Or de telles compensations sociales sont inexistantes pour les grands carnivores qui font souvent l'objet d'un statut de protection strict. D'après l'enquête de Roskaft *et al.* (2007), 44% de la population norvégienne reste ainsi hostile à la présence de grands carnivores.

La déprédation par les grands carnivores du cheptel domestique est actuellement perçue comme étant la cause de conflit la plus répandue à travers le monde. Elle est la cause des conflits hommes/faune sauvage la plus citée dans les enquêtes sociales (Sillero Zubiri & Laurenson 2001). Elle fut également l'une des raisons principales de la quasi extinction de grands prédateurs en Europe et en Amérique du Nord (Breitenmoser 1998 ; Gittleman *et al.*



## *Introduction*

2001). Les grands carnivores restent, aujourd'hui encore perçus comme les plus grands ennemis du monde agricole, alors que de petits carnivores comme le renard, le chacal ou le chien errant sont parfois bien plus dévastateurs (Kellert 1985).

Au Kenya, 2.4 % du bétail sont tués par les lions, les hyènes et les guépards, voire même par les éléphants, entraînant la perte de 8749\$ par an et par exploitation (Patterson et al 2004). Notons que dans cette étude qui a été réalisée sur seulement deux exploitations, le lion serait responsable de 86% des attaques et coûterait 290\$ par ranch, par lion et par an (Patterson et al. 2004). Au Népal, on estime que 2.6 % du bétail est perdu, chaque année, à cause du léopard des neiges (*Uncia uncia*). Cette perte représenterait près d'un quart du revenu moyen des habitants de ce pays (Oli et al. 1994). En Norvège, 2.4 % du cheptel ovin est ainsi consommé par les 4 grands carnivores (loup, ours, lynx, glouton). Sur les 895 millions \$ de coûts économiques liés à la perte de brebis- toutes causes de mortalité confondues- 22 millions seulement sont imputés aux grands prédateurs (Asheim & Mysterud 2004). Aux Etats-Unis, les déprédations du loup, du coyote et du puma sur le cheptel domestique ont été évaluées, en 2000, à 500 000 têtes environ, soit une perte de 71 millions \$ (Howery & Deliberto et al. 2004).

Ces études d'impacts économiques des grands carnivores sur l'élevage mériteraient toutefois d'être comparées avec les dégâts économiques causés par les herbivores sur les cultures agricoles. En Italie, les loups et les ours posent des problèmes aux éleveurs de moutons de la région des Abruzzes (Cozza et al. 1996). Le loup y tue 6 moutons en moyenne par attaque et serait responsable de 94% des attaques. A noter que les auteurs reconnaissent que ce chiffre prend, en partie, en compte des dommages causée par des chiens errants (Fico 1993). En supposant que les constats d'attaques soient correctement réalisés, 2.8 % des 13.6 millions EUR de subventions versées aux éleveurs seraient liés aux dédommagements d'attaques de loups et d'ours. En Espagne, le nombre de victimes (tuées, blessées, disparues, victimes de dérochement) est évalué à environ 7.6 individus par attaque de loups (Mech & Boitani 2003). Les attaques de loups sont souvent répertoriées en nombre de victimes par attaque car l'espèce a tendance à tuer plus d'individus qu'elle n'en consomme lorsque sa proie est particulièrement vulnérable (Gazzola et al 2008). Ce comportement, encore mal

## *Introduction*

connu, appelé « surplus killing », entretient le ressenti négatif des éleveurs à l'égard de l'espèce (Vucetich et al. 2012).

En France, chaque été, près de 900 000 ovins pâturent sur les hauts alpages, dans des zones de présence du loup. En 2010, un peu moins de 1000 attaques ont été enregistrées pour l'ensemble du territoire, et ce en majorité sur des troupeaux ovins, faisant environ 3300 victimes (DREAL 2011). Ces chiffres sont, sans doute, surestimés : les attaques de chiens errants étant difficiles à distinguer des attaques de loups. A chaque déprédation, un constat d'attaque, fiche technique remplie par un agent de l'ONCFS ou d'un parc naturel, donne ou non à l'éleveur droit à dédommagement. Ces constats d'attaques sont toujours réalisés sur le principe de non exclusion : si l'hypothèse d'une attaque lupine ne peut pas être exclue, elle est répertoriée comme étant d'origine lupine. En France, on estime ainsi que les ongulés domestiques représentent 5 à 10 % du régime alimentaire de l'ours et 20 % du régime alimentaire du loup (Duchamp et al. 2004).

Au Portugal, où il reste très peu d'ongulés sauvages, les loups se nourrissent en majorité d'animaux domestiques (Vos 2002). En Amérique du Nord, des programmes de restauration d'herbivores sauvages dans des zones rurales où l'élevage prédominait, ont permis une forte réduction du nombre de déprédations (Treves et al. 2002). Moins de 1% du troupeau de producteurs (échantillon évalué aussi à moins de 1%) était attaqué par le loup dans des zones de repeuplement d'ongulés sauvages (Gunson et al. 1983). L'effet inverse fut constaté pour le lynx. Les foyers d'attaques sur troupeaux de moutons se trouvent dans les zones à très forte densité de chevreuils (Stahl et al. 2001). En France, les populations d'ongulés sauvages sont en pleine croissance démographiques, pourtant le nombre d'attaque du loup sur le cheptel augmente chaque année. La relation entre la disponibilité des ongulés sauvages relative à celle des ongulés domestique et les risques de déprédations de ces derniers par les grands carnivore est complexe et encore peu connue (Meriggi & Lovari 1996 ; Bradley & Pletscher 2005 ; Kaartinen et al. 2009). Des effets de compétition apparente entre ongulés sauvages et domestiques peuvent entrer en jeu. Par exemple l'augmentation de la densité de proies sauvages peut entraîner une augmentation de la densité du prédateur qui risque alors d'augmenter sa consommation des proies domestiques et vice versa (Decesar et al. 2010).

## POURQUOI CERTAINS CONFLITS SONT-ILS PLUS INTENSES QUE D'AUTRES ?

---

L'intensité d'un CHF dépend tout d'abord du type d'interactions décrites précédemment. Elles déterminent le niveau de nuisance que provoque la faune sur les activités humaines. La nuisance peut ainsi varier d'un simple dérangement visuel, auditif, olfactif, ou d'un stress psychologique, à des pertes économiques, voire mortelles (Decker 2006). La nuisance s'évalue aussi à partir du nombre, de la fréquence et de l'hétérogénéité des dommages occasionnés (Naughton-Treves & Treves 1999).

En France, beaucoup d'éleveurs sont hostiles à la présence du loup (Mauz 2002 ; Mounet 2007). L'animosité envers l'espèce varie en fonction du nombre de déprédations. La vulnérabilité d'un troupeau aux attaques de loups est, quant à elle, fortement liée à des facteurs écologiques et environnementaux tels que la densité de proies sauvages disponibles, la structure de la meute, la topographie, la distance d'un troupeau à la lisière d'une forêt et les conditions climatiques (Plisson 2012, Espuno 2004). La vulnérabilité des troupeaux dépendent aussi de facteurs socioéconomiques, tels que la présence et la motivation des bergers, les pratiques pastorales et les méthodes de prévention, leur coût et les aides apportées à leur mise en place (voir Tableau 2 pour une revue complète de ces méthodes). Ces facteurs écologiques et socio-économiques, explicatifs de la nuisance du loup, ne sont pas constatés uniquement en France mais dans toutes les situations de CHF (Linnell 1996 ; Zinn et al. 2000 ; Graham et al. 2004). Redpath et al. (2012) distinguent deux composantes d'un CHF : l'impact plus ou moins direct et néfaste que cause l'animal sur l'homme et son environnement et les conflits entre hommes à propos de la Faune sauvage. Alors qu'il est possible de réduire, voire supprimer, les impacts par diverses méthodes (Tableau 2), résoudre le conflit entre les hommes au sujet d'une espèce, protégée ou emblématique, est bien plus complexe (Redpath et al. 2012).

**Tableau 2** : Méthodes non létales pour la gestion des conflits (adapté de Woodroffe et al. 2005 et de Linnell et al. 1996 et Espuno 2004).

	Espèces prédateur	Pays	Commentaires	Références
<b>Matériel technique</b>				
Barrière Naturelle	Lion, Leopard, Guépard, Hyène tachetée	Afrique : Kenya	10 % de déprédation de vaches, chèvres et moutons pour des barrières en Boma	Ogada et al. 2003
Clôture électrique	Ours Coyote Lynx Loup	Autriche Norvège	-Efficace contre les attaques de ruches par les ours -Canidés et Félines creusent et passent sous les clôtures - Fort cout du matériel et de la main d'œuvre	Gutleb 2001, Knowlton et al. 1999 Linnell et al. 1996
Fladry	Loup	Utilisé en Europe de l'est et Russie	- Efficace sur une courte durée mais n'est pas une solution au long terme - Testé surtout sur des animaux en captivité	Musiani and Visalbergh 2001 Rilling et al. 2002
Répulsif acoustique et visual	Coyotes	Etats- Unis	Réduction de 60% du nombre d'attaque	Andelt et al. 1999 Linhart et al. 1992
Projectile	Ours	Alaska	Efficace seulement sur une courte durée et peut être dangereux pour le prédateur	Linnell 1996 Follman 1980
Répulsif chimique	Ours Gloutons Coyotes	Norvège	-Efficace sur les ours et les gloutons -Inefficace sur les coyottes	Landa and Tommeras 1997 Burns et al. 1984
<b>Zooteknique</b>				
Gardiennage	Loup Léopard des neiges	France Népal	Forte réduction des attaques lorsque combiné avec chiens de protection et cloisonnement nocturne	Espuno 2004 Jackson 1994
Eviter les foyers d'attaque	Loup	Italie	Eviter de mettre les troupeaux dans des zones rocheuses, pentues, à proximité des forêts	Cuicci and Boitani 1998
Jeter les carcasses	Loup	Etats-Unis	- Peut diminuer ou au contraire augmenter le nombre d'attaques	Fritts 1982 Linnell 1996
<b>Animaux de protection</b>				
Chien de protection	Coyote Loup	Etats-Unis Norvège	-Efficace sur tous les prédateurs surtout en	Andelt 1999 Coppinger and

## Introduction

	Ours Lynx Glouton Léopard	Népal	combinaison avec gardiennage par un berger -Education demande beaucoup de temps - Agression sur les randonneurs	Schneider 1995 Hansen & Baken 1999 Jackson 1994 - Landry 2001
Ane	Coyotes Lynx Puma	Etats-Unis Suisse Namibie	- Efficace sur les petits carnivores -Efficacité variable selon les individus	Andelt 1995 Landry 2000 Linnell 1996
Lama	Loup	Etats-Unis	Inefficace sur grands carnivores structurés en meute	Bangs and shivik 2001
<b>Mesure physique ou physiologique sur le prédateur</b>				
Stérilisation	Renard		Faisable seulement sur certaines espèces	Bromley and Gese 2001 Saunders et al. 2002
Contraception	Coyotes	Etats-Unis	Prometteur mais couteux	Deliberto et al. 1998
Translocation	Lion Loup	Botswana Etas unis	-Faible efficacité - Couteux	Funtson 2001 Linnell 1997

L'intensité d'un CHF s'exprime aussi selon le contexte politique, historique, religieux et culturel de chaque pays et de chaque région (Zinn 2000). Ainsi le rapport de l'homme à la nature joue un rôle important dans la perception de la gravité d'un dégât réalisé par un animal sauvage (Linnell et al. 2010).

Nous nous concentrons ici sur la perception de l'homme au sujet des grands carnivores - et en particulier au loup- une perception loin d'être partagée par l'ensemble de nos sociétés et de nos époques (Galhano Alves 2002).

La culture judéo-chrétienne, qui a marqué l'histoire de la civilisation occidentale, a joué un rôle fondamental dans la diabolisation du loup. A l'inverse, le loup était symbole de spiritualité dans la mythologie grecque et romaine. Selon Mech et Boitani (2003), cette image positive expliquerait, en partie, pourquoi l'espèce a pu survivre dans les régions méditerranéennes alors qu'elle fut totalement éradiquée en Europe du Nord. Cette hypothèse est controversée par d'autres auteurs. Le maintien de populations reliques de loups en Méditerranée serait plutôt lié à la structure grégaire des villages de cultures latines offrant ainsi plus de zones refuges aux prédateurs (Breitenmoser 1998).

## *Introduction*

Icône spirituelle dans de nombreuses civilisations, le loup est, par exemple, perçu par les Tanaina d'Alaska comme un frère dont la niche écologique se superpose à celle de l'homme (Mech & Boitani 2003). Les Indiens des plaines de l'Ouest des Etats-Unis percevaient le loup comme symbole du guerrier et comme messenger de l'arrivée d'ennemis (Mech & Boitani 2003). Les Kirghiz considèrent l'espèce comme un alter égo et se sont inspirés des pratiques de chasses du loup qu'ils ont adapté à leur mode de vie (Lescureux 2007).

Cette espèce a captivé l'homme tout au long de l'histoire, du nomadisme au Moyen-Age et jusqu'au monde contemporain. Cette fascination qui s'exprime à travers la peur, l'admiration, la haine, explique pourquoi l'espèce est étudiée par un si large éventail de disciplines (écologie, histoire, sociologie, ethnologie, anthropologie, économie, ...) (Moriceau & Madeline 2006). Cette large palette d'intérêts pour le loup concerne toutes les parties prenantes (éleveurs, chasseurs, environnementalistes, agents des aires protégées) ; chacune d'entre elles ayant des objectifs spécifiques concernant la gestion du loup en France (Mauz 2002).

Ainsi, la prise de décision concernant la gestion des grands carnivores est souvent d'autant plus liée à perception symbolique de l'espèce en question qu'à son écologie (Gittleman et al. 2003). Suite à des changements de perception de la nature par l'opinion publique, la gestion de certains grands carnivores a donc varié de l'extermination, à la totale protection

Nos sociétés modernes attribuent, aujourd'hui, de nombreuses définitions au mot « nature », allant d'une vision utilitariste de la nature perçue comme un objet conçu pour l'homme à une vision utopiste ou artificialisée de celle-ci (Bobbé 2000 ; Mounet 2007). Aujourd'hui, certains passionnés des grands carnivores tendent à idolâtrer ces espèces et tombent dans l'excès contraire de ceux qui le considère comme l'ennemi absolu (Mech 1995). Dans certains pays comme la Croatie, les attitudes de ces différents acteurs ont tendance à se neutraliser en faveur d'une vision plus pragmatique des problèmes de cohabitation entre homme et grands carnivores (Majic & Bath 2009).

Au-delà des facteurs éthiques ou culturels, l'intensité de ces conflits est également le reflet du lobbying de groupes industriels, de forces politiques, de propagande médiatique et d'inégalités socio-économiques au sein de la société. Les espèces emblématiques, comme le

## *Introduction*

loup, sont souvent instrumentalisées, dans des conflits d'intérêts entre groupes d'acteurs, en lien avec des enjeux d'aménagement du territoire (Primm & Clark 1996 ; Benhamou 2007). Bien que la forte séparation entre le monde urbain et le monde rural dans les pays industrialisés explique, en partie, les conflits sociaux au sujet des grands carnivores, l'opinion publique diverge plus finement au sein même d'un territoire (Mauz 2002 ; Mounet 2007 ; Mech 2010)

## COMMENT ATTENUER CES CONFLITS ET FAVORISER LA COEXISTENCE ?

---

### DES SOLUTIONS A MULTIPLES ECHELLES SPATIALES ET TEMPORELLES

En 2003 lors du 5<sup>ème</sup> congrès de l'IUCN-World Parks qui eut lieu à Durban en Afrique du Sud, 3000 délégués venus du monde entier et représentant différents niveaux de compétences se sont regroupés au titre de la Convention sur la biodiversité. Un atelier de travail dédié aux CHF a évalué les enjeux et les perspectives de ces conflits à l'échelle mondiale et les efforts locaux qu'ils impliquent (Madden 2004). Les participants ont souligné le besoin d'une coordination entre les méthodes propres à chaque situation et les outils conceptuels de prise de décision permettant de répondre conjointement à des objectifs intelligibles. Ainsi, les tentatives de résolution des CHF impliquant des systèmes socio-écologiques complexes, se basent sur le principe normatif « think globally, act locally ». Selon ce dernier, l'accès à un développement global n'est possible que par le biais d'actions adaptées à chaque territoire (Cash & Moser 2000 ; Linnell et al. 2011).

La pacification des conflits fait face à un certain paradoxe. Les conditions biologiques, géographiques, politiques, économiques, culturelles et historiques font, de chaque CHF, un cas unique d'interactions entre l'homme et la vie sauvage. D'un côté, les acteurs locaux, aussi bien protagonistes qu'antagonistes de l'espèce concernée, conçoivent difficilement que des leçons tirées d'autres conflits puissent être appliquées à leur problème unique (Madden 2004). D'un autre côté, des théoriciens développent des outils standardisés dans l'espoir d'englober la complexité des systèmes socio-écologiques et de proposer des solutions générales pour réduire l'instabilité de ces systèmes (Folke et al. 2010). L'atténuation de ces conflits doit se réaliser à des échelles multiples entre ces deux extrêmes. La prise de décision structurée permet d'intégrer des principes généraux de l'écologie et des sciences sociales et économiques, tout en tenant compte des spécificités et incertitudes propres à chaque problème (Figure 1 ; Madden 2004 ; Linnell et al. 2011). Cette approche faisant appel à des modèles de prise de décision (Figure 2) permet, en effet, de coordonner des objectifs transdisciplinaires tout en intégrant la variabilité à différentes échelles spatiales et temporelles (Fischer et al. 2011). Il existe donc certains outils proposant des solutions pour maximiser les bénéfices



## *Introduction*

immédiats sur les événements futurs qui découle d'une décision ; et ce, tout en répondant aux principes, à long terme, de développement durable (Polasky et al. 2011).

### LA PRISE EN COMPTE DU RISQUE : UNE INTEGRATION CONJOINTE DES OBJECTIFS ET DE L'INCERTITUDE

La première difficulté pour modérer les CHF réside dans la coordination d'objectifs divergents entre les acteurs. Chaque acteur peut en effet avoir un jugement différent sur les événements futurs désirables. Comment les événements futurs d'un système biologique peuvent-ils être évalués lorsque leur désirabilité est controversée par un système social? D'importantes décisions politiques découlent du jugement subjectif de ces événements futurs susceptibles de se réaliser ou non. Favoriser la communication entre les acteurs et encourager la transparence de l'information sont indispensables pour favoriser une saine coexistence (Linnell 2011 ; Clark et al 1996 ; Primm & Clark, 1996). Les décisions prises pour modérer ces conflits doivent tenir compte des préférences de l'ensemble des acteurs confrontés au problème tout en leur attribuant un ordre de priorité (par exemple, le respect d'une loi est souvent la priorité) (Allen & Gunderson 2011 ; Nichols et al. 2012). Le défi pour les gestionnaires est de déterminer des compromis acceptables lorsque les objectifs divergent et ce, tant que leur satisfaction mutuelle n'est pas envisageable (Prévost & Rivot 2009 ; Redpath et al. 2012). La première étape pour résoudre ces conflits consiste à expliciter des objectifs clairs : ceux-ci doivent être spécifiques au problème, mesurables à l'aide d'indicateurs, acceptables par l'ensemble des acteurs concernés, réalisables, et enfin dynamiques dans le sens où ils se définissent sur un horizon temporel (Converse et al. 2012).

De même, les CHF qui impliquent des interactions complexes entre des espèces sauvages et domestiques, des sociétés humaines et leur environnement se déroulent souvent dans un contexte empreint d'incertitudes. Il est rare que les scientifiques et les gestionnaires connaissent exactement la dynamique, le comportement et la taille des systèmes socio-écologiques qu'ils étudient, ni comment ceux-ci réagissent aux mesures de gestion.

Le défi est de déterminer les sources d'incertitudes et la vraisemblance des conséquences d'une stratégie de gestion. L'incertitude émerge à chaque étape du processus

## *Introduction*

décisionnel, que ce soit dans la formalisation des objectifs, au cours du suivi, dans la représentation du système dynamique, et dans la capacité de le contrôler lorsqu'une action y est appliquée (Figure 1; Conroy et al. 2008 ; Martin et al. 2009). Cette incertitude se traduit à travers de la variabilité d'effort d'échantillonnage ou des erreurs de mesure et de détection, au travers de la variabilité environnementale et démographique, mais aussi à travers nos jugements subjectifs et notre connaissance partielle du comportement et de la structure d'un système (Regan *et al.* 2002). Certaines études de gestion des populations exploitées font l'hypothèse que les systèmes étudiés sont parfaitement connus et contrôlables, qu'ils se trouvent dans un état d'équilibre et qu'ils répondent linéairement aux mesures de gestion. De telles études permettent souvent de déterminer les quotas de chasse ou de pêche par la méthode de rendement équilibré maximal (Figure 2 ; Stephens et al. 2002 ; Williams et al. 2002). Ces méthodes sont particulièrement pertinentes pour la gestion de systèmes facilement contrôlables, avec des objectifs déterminés et qui présentent peu de risque, où le risque se définit par de l'incertitude qui éloigne des objectifs (Brun 2011). La théorie du de rendement équilibré maximal ne peut pas s'appliquer sur des espèces protégées. Prendre une mauvaise décision risque fortement de basculer le système vers un état irréversible (extinction d'une espèce, voir Regan 2005, faillite d'une exploitation agricole voir Naughton-Treve 1998).

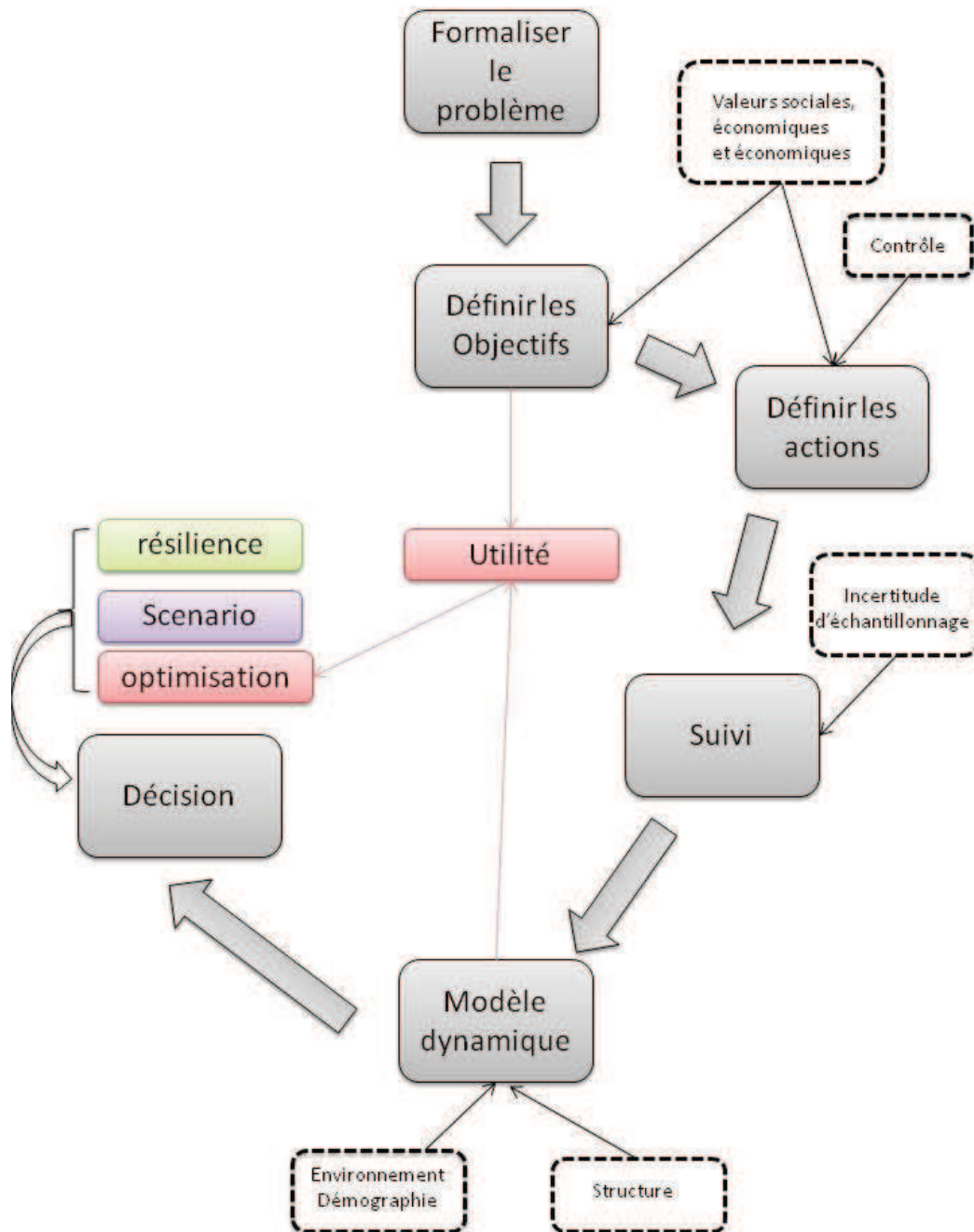
La prise de décision structurée fournit un cadre cohérent pour coordonner les objectifs compatibles entre les acteurs, tout en reconnaissant l'omniprésence de l'incertitude (Figure 1 ; Martin et al. 2009). Cette prise en compte du risque permet d'évaluer les performances des stratégies de gestion (Prévost & Rivot 2009 ; Brun 2011). Elle se résume en plusieurs étapes (Runge et al. 2011 ; Nichols 2012 ; voir aussi Figure 1) :

- une formalisation explicite des objectifs qui se traduit par une évaluation quantitative de la désirabilité des événements futurs que l'on appelle l'utilité ;
- la spécification des actions alternatives, soit un ensemble d'actions concrètement applicables, mutuellement exclusives et exhaustives (Conroy et al. 2008 ; Runge 2011)
- un protocole d'échantillonnage permettant de définir les états du système et d'estimer les paramètres démographiques à partir des données disponibles (Nichols and Williams 2006) ;

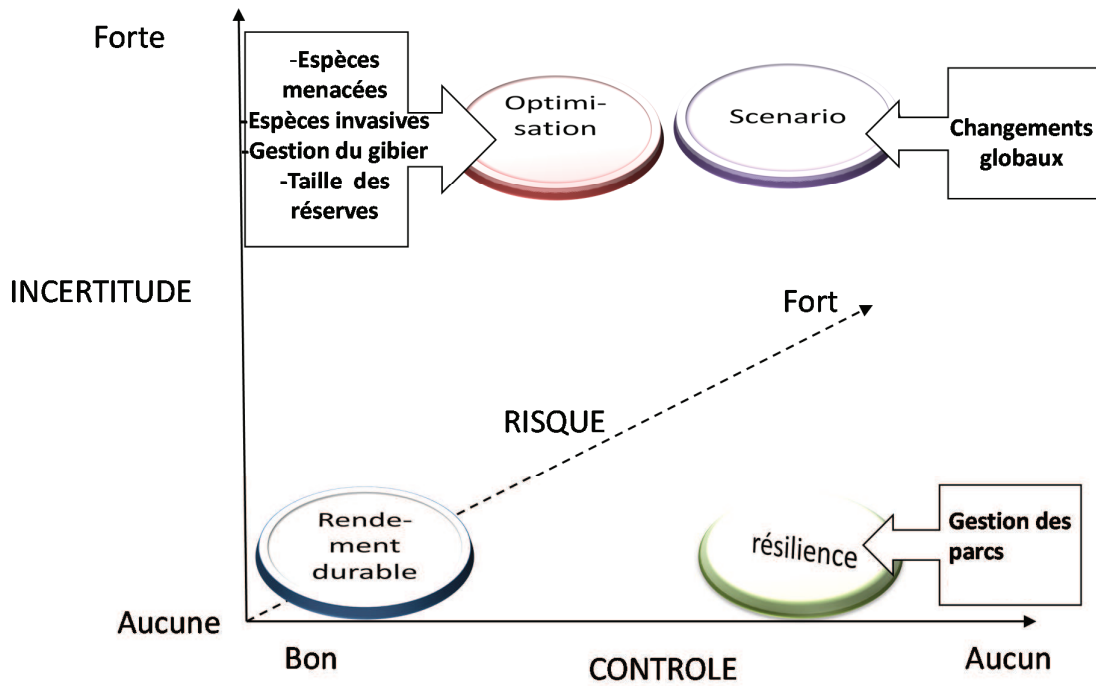
## *Introduction*

- un modèle prédictif de la dynamique du système et de sa réponse face aux différentes stratégies de gestion ;

- la décision évaluée par la performance d'une stratégie à conduire le système vers un état souhaité.



**Figure 1** : Schéma des étapes (cases en gris) séquentielles (flèches) de l'aide à la décision structurée, avec les trois approches d'applications : la pensée résiliente (en vert), la planification de scénario (violet), l'optimisation (rouge). Des sources d'incertitudes (cases en pointillées) interviennent à chaque étape. L'incertitude de contrôle reflète notre l'incapacité à implémenter une action de manière absolue. L'incertitude d'échantillonnage représente l'observation partielle du système et les erreurs de mesures occasionnées lors du suivi. L'incertitude structurelle est un manque de connaissance sur le comportement du système. L'incertitude environnementale et l'incertitude démographique interviennent à tout moment et sont prises en compte dans le modèle dynamique.



**Figure 2 :** Les trois approches complémentaires de prise de décision structurée : l’optimisation, la planification de scénarios et les seuils de résilience. Cette figure montre la pertinence de ces approches selon le niveau d’incertitude, de contrôle et de risque du système. Adapté d’Allen & Gunderson (2012) et de Peterson et al. (2003). Notons que dans Allen & Gunderson (2012) la gestion adaptative est placée au même niveau que l’optimisation (voir aussi la discussion de ce manuscrit)

## *Introduction*

### *Les approches de prise de décision structurée*

Ce cadre théorique de prise de décision structurée offre plusieurs approches pour résoudre des problèmes sociaux-économiques et environnementaux, à savoir la planification de scénarios, les seuils de résilience et l'optimisation (Encadré 1, Tableau 3). Ici, nous nous intéressons, en particulier, aux méthodes d'optimisation, développées dans les années 1960 (Bellman 1957 ; Howard 1960 ; Intriligator 1971 ; Lubow 1995) et appliquées à la théorie de la décision. Cette théorie concerne la façon de prendre des décisions, en avenir incertain, mais lorsque l'état futur d'un système est probabilisable (Gregory and Long 2009). Parmi ces méthodes, la programmation dynamique stochastique s'appuie sur le principe d'optimalité (Bellman, 1957), principe selon lequel toute solution optimale peut se décomposer en sous-problèmes plus simples à résoudre localement (Encadré 1). Elle s'applique à des systèmes dynamiques en environnement incertain et donne des éléments de réponses à de nombreuses questions en biologie de la conservation. Par exemple, quel est le quota optimal de chasse des espèces de gibier qui assure l'exploitation durable de leur populations (Hauser et al. 2007 ; Nichols et al. 2007)? Quel est le niveau optimal de contrôle d'un prédateur qui assure la viabilité de sa proie tout en évitant l'extinction du prédateur (Martin et al. 2010) ? Quelles sont la taille et la connectivité optimales d'une nouvelle aire de protection (Westphal 2003) ? Quelle est la stratégie optimale de suivi et de gestion de sites occupés par une espèce invasive (Baxter & Possingham 2011) ou par un agent biologique (Shea & Possingham 2000) ? Comment optimiser l'effort de suivi et de gestion d'une espèce en voie d'extinction étant donné le budget alloué pour sa protection (Chadès et al. 2008)? Comment gérer durablement les ressources naturelles face aux changements globaux (McDonald-Madden et al 2001 ; Martin et al. 2011) ?

Bien que les méthodes d'optimisation soient souvent appliquées pour concilier la dualité conservation/exploitation durables des ressources naturelles (Brun 2011), très peu d'entre elles ont été utilisées pour répondre à des conflits entre sociétés humaines et espèces protégées.

Au cours de ma thèse, j'ai valorisé l'utilisation de ces outils pour tenter de répondre à des compromis de gestion de conflits qui opposent des objectifs de conservation à des objectifs de régulation d'espèces protégées. Je me suis, en particulier, intéressée au cas de la

## *Introduction*

recolonisation des Alpes françaises par le loup, une espèce protégée par un accord européen (92/43/EEC, Annexe IV de la Directive Habitat, Annexe II de la Convention de Berne de 1979), auquel il est cependant possible de déroger lorsque la présence de l'espèce impose trop de contraintes pour le pastoralisme (92/43/EEC, Article 16). Le loup est un modèle biologique largement étudié dans le monde qui se trouve souvent au cœur des problématiques des CHF (Mech & Boitani 2003). Afin de bien comprendre les objectifs et les motivations qui ont nourri ma démarche, il est d'abord nécessaire d'expliquer quel rôle jouent le loup et le pastoralisme dans le fonctionnement des écosystèmes.

### **Encadré n°1: Les approches de prise de décision structurée :**

**L'optimisation** est la méthode appliquée en théorie de la décision. Elle apporte une formalisation cohérente des objectifs et fournit des solutions qui dépendent des états du système (Polasky *et al.* 2011). Elle évalue le retour d'une action en termes de bénéfices et de coûts nets exprimés dans une unité commune, l'utilité. La fonction d'utilité dépend de variables de décisions (combinaisons des états et des actions) et de facteurs de contraintes. La décision optimale correspond à l'action associée à un état qui maximise l'espérance cette fonction, l'utilité. Il existe plusieurs algorithmes d'optimisation : l'optimisation linéaire est utilisée lorsque l'utilité et les contraintes sont des combinaisons linéaires des variables de décision (Williams 2002). L'optimisation non-linéaire s'applique aux problèmes qui présentent une fonction d'utilité convexe ou concave. Ces optimisations sont dites stochastiques lorsque les contraintes et les variables de décisions dépendent de variables aléatoires. La programmation dynamique stochastique (Article 3) considère en plus la dimension du temps. La décision optimale correspond à l'action qui maximise la somme cumulée des bénéfices d'une action sur l'état actuel et sur les états futurs du système. Elle nécessite donc de déterminer les probabilités d'occurrence des états futurs du système ainsi que les valeurs de ces états futurs, que l'on peut définir comme la désirabilité de la réponse du système à l'action de gestion. La programmation dynamique peut s'implémenter avec une phase d'apprentissage, on parle alors de gestion adaptative (Runge *et al.* 2012).

**La planification de scénarios** apporte une meilleure vision que l'approche par optimisation sur les changements des états d'un système soumis aux changements à grande échelle (réchauffement climatique, scénarios du GIEC, groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat ou pour réaliser des scénarios économiques face à l'épuisement des énergies fossiles et à l'essor des énergies renouvelables, Polasky *et al.* 2011). L'approche est surtout utilisée lorsque le contrôle est faible et que l'incertitude et le risque sont élevés (voir Figure 2). Elle repose non pas sur des prédictions des états futurs (et ne requiert pas de probabilité ni de valeur de l'état futur, comme dans le cas de la programmation dynamique stochastique) mais plutôt sur des scénarios prévisionnels du futur. Elle évalue ensuite quelle serait la meilleure politique de gestion si chacun de ces scénarios se réalisait. Pour certains scientifiques, l'incertitude trop importante ne permet pas aux méthodes d'optimisation d'attribuer des probabilités tandis que d'autres soutiennent qu'un manque de probabilités décrédibilise la performance de la planification de scénarios. Des travaux récents ont incorporé avec succès des vraisemblances dans leurs scénarios (Groves & Lempert 2007).

**La pensée résiliente** cherche à déterminer les seuils critiques par rapport à la résilience, l'adaptabilité et la capacité de transformation de systèmes socio-écologiques complexes. La résilience est l'aptitude d'un système à absorber toute perturbation et à se réorganiser vers les mêmes fonctions, structures, entités et boucles de rétroactions antérieures à la perturbation. L'adaptabilité traduit la capacité des systèmes à apprendre et à répondre à des changements externes et internes. La troisième composante reflète la capacité du système à basculer d'un domaine de stabilité à un autre lorsque certains seuils sont atteints. Tout comme la planification de scénarios, cette approche n'intègre pas l'incertitude mais l'envisage à travers l'expertise d'acteurs issus de plusieurs disciplines aptes à prévoir les réponses d'un système socio-écologique face à des actions anthropiques (Polasky *et al.* 2011). L'approche fut adoptée par le parc national du Kruger en Afrique du Sud pour identifier des seuils critiques de surface minimale de couvert forestier avant le déclenchement de cascades d'extinctions et avant une réévaluation complète des stratégies de gestion (Fischer *et al.* 2009). Le problème de ces approches est de ne tenir que rarement compte du fait que ces systèmes changent et évoluent naturellement au cours du temps (Folke *et al.* 2010).



## Introduction

**Tableau 3** : L'optimisation et la résilience, deux approches complémentaires. L'intégration des deux approches favoriserait le succès des applications en gestion adaptative (adapté de Fischer et al. 2011).

	Optimisation	Résilience
Atouts théoriques	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Conceptualise le problème selon les objectifs</li> <li>- Reconnaît la rareté des ressources</li> <li>- Encourage la transparence dans l'allocation des ressources</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Reconnaît de la complexité</li> <li>- Reconnaît l'interdépendance sociale et biophysique des systèmes</li> </ul>
Atouts pratiques	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Apporte des réponses spécifiques en reconnaissant l'unicité de chaque problème</li> <li>- Très opérationnel pour les gestionnaires et les gouvernements</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Anticipe l'atteinte de seuils critiques</li> <li>- Encourage la compréhension du fonctionnement du système</li> </ul>
Faiblesses théoriques	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Sensible aux hypothèses du modèle</li> <li>- Catastrophes naturelles difficiles à prendre en compte</li> <li>- Valeurs d'utilité subjectives</li> <li>- Nombre de variables limitées (des outils tentent d'y remédier, e.g. Nicol &amp; Chadès 2010)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Plus difficilement applicable</li> <li>- N'intègre pas l'incertitude en termes de probabilités</li> <li>- Ignore souvent l'évolution inhérente du système</li> </ul>
Faiblesses pratiques	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Les contraintes sur objectifs sont définies sur des critères politiques plutôt que basées sur une véritable compréhension du système</li> <li>- Le terme optimal est perçu comme irrévocable par les instances politiques et l'opinion publique et souvent interprété seulement comme un but idéal à atteindre</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Doit s'articuler à d'autres outils pour pouvoir être opérationnels pour les décideurs publics</li> <li>- Le concept de résilience est trop abstrait pour le décideur</li> </ul>
Méthodes, algorithmes et modèles	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Programmation dynamique</li> <li>- Théorie de l'information</li> <li>- Apprentissage par renforcement</li> <li>- Programmation linéaire</li> <li>- Recuit simulé</li> <li>- Échantillonnage heuristique</li> <li>- Hiérarchie des buts</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Cycle adaptatif</li> <li>- Changement de régime</li> <li>- Seuils de résilience</li> </ul>
Application aux CHF	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Les actions alternatives doivent être évaluées à court et à long terme, à une échelle locale et globale</li> <li>- Possible d'ordonner les préférences d'objectifs selon les acteurs</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Les CHF impliquent des systèmes socio-écologiques (SSE) très complexes</li> </ul>
Défaut pour l'application au HWC	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Difficulté d'évaluer des combinaisons d'actions alternatives, celles-ci sont souvent mutuellement exclusives</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Résilience spécifique de petits SSE risque de compromettre la résilience d'autres SSE (Folke et al. 2010)</li> <li>- N'est pas centré sur les objectifs</li> </ul>
Conjonction	<b>Gestion adaptative</b>	

QUEL EST LE RÔLE DU LOUP DANS LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES?

Le loup, contrairement à l'ours ou au lynx, est une espèce sociale qui vit en meute ce qui explique en partie notre fascination pour lui (positive ou négative) (Mech & Boitani 2003). Du fait de sa nature sociale et de sa capacité complexe de communication, le loup, ancêtre unique du chien, a pu être domestiqué par l'homme nomade il y a 12000 ans (Hare & Tomasello 2005 ; Udell et al. 2008). La meute dans laquelle vit le loup est l'unité reproductrice de l'espèce. La meute est composée au minimum d'un mâle et d'une femelle : le couple alpha (Mech & Boitani 2003). Ces individus sont les dominants et les seuls membres de la meute appelés à se reproduire. La meute présente parfois des subordonnés, des individus sexuellement mature mais dont la reproduction est inhibée par la présence du couple alpha auquel ils sont généralement apparentés (Zimen 1975). Elle est également constituée de juvéniles qui sont la progéniture du couple alpha de l'année qui précède, encore immatures sexuellement et trop jeunes pour disperser. La meute peut se comparer à un noyau familial dont la composition et la taille change, au fur et à mesure que des louveteaux naissent et que des individus dispersent (Fuller 1989). Les individus en dispersion jouent un rôle important dans la croissance spatiale de la population. Le processus de colonisation suit des patrons dits par « tache » : les disperseurs peuvent, en effet, parcourir plusieurs centaines de kilomètres pour rechercher un partenaire et constituer une nouvelle meute sur un territoire (Hayes & Harestad 2000 ; Kojola 2006). Du fait de l'étendue de son territoire, le loup est souvent qualifié d'espèce « parapluie », car sa conservation à large échelle spatiale implique la conservation de nombreuses autres espèces (Simberloff 1991 ; Linnell 2000).

Les grands carnivores sont souvent considérés comme des espèces « clés de voute », dans le sens où ces espèces jouent un rôle disproportionné dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Malgré des controverses sur ce terme, surtout lorsqu'il est attribué aux grands prédateurs (Pain 1995 ; Mech 1996 ; Linnell 2000), il est tout de même reconnu que les fonctions régulatrices des grands carnivores sur les grands herbivores influencent fortement la dynamique des écosystèmes (McLaren & Peterson 1994; Terborgh 1988). En 1995, la réintroduction du loup dans le parc du Yellowstone fut pour les chercheurs une véritable opportunité pour tester, *in natura*, le rôle de l'espèce dans les cascades

## *Introduction*

trophiques (Boyce et al. 1993 ; Smith et al. 2003 ; Moran et al 1997 pour une revue sur les effets « top-down » des cascades trophiques). Malgré un manque de consensus au sujet de la capacité du loup à maintenir ses populations de proies à l'équilibre et en bon état sanitaire (Messier 1994), la communauté scientifique reconnaît tout de même l'effet limitant de la prédation du loup sur les populations d'ongulés sauvages (Mech & Boitani 2003; Heblewhite et al. 2005). La prédation du loup a également pour effet de changer les comportements alimentaires de ses proies et a permis à de nombreuses espèces végétales et, par la suite animales, de recoloniser le Parc (Smith et al. 2003 ; Heblewhite et al. 2005 voir néanmoins Vucetich et al. 2005 pour les effets de la chasse et du climat ; Wolf et al. 2007 pour les effets de la pluviométrie; Kauffman et al. 2010 et Mech 2012). L'île Royal, dans la région des grands lacs aux Etats-Unis, a la particularité d'être un système fermé avec une seule espèce de grand prédateur. Elle représente une véritable station expérimentale pour la compréhension des dynamiques proies-prédateurs et des réponses sur les productions primaires (Peterson et al. 1988 ; Mc Larren & Peterson 1994 ; Smith et al. 2003). Selon la théorie de la complexité-diversité des réseaux trophiques (May 1973), plus un réseau comporte d'espèces fortement connectées à d'autres (par prédation, compétition, mutualisme, parasitisme), plus le réseau est stable (Cohen et al. 1990 ; Canard et al. 2012). Ainsi, le loup en tant qu'espèce au sommet de la chaîne trophique tient un rôle important dans le maintien des communautés naturelles (Terborgh 1999 ; Smith et al. 2003).

## QUEL EST LE RÔLE DU PASTORALISME DANS LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES?

L'installation du loup dans les Alpes suscite de nombreuses controverses sur le rôle et l'avenir des éleveurs et du pastoralisme dans le maintien de la biodiversité alpine. L'élevage extensif joue, en particulier dans les Alpes, un rôle essentiel aussi bien dans le maintien d'un tissu social et d'une activité économique rural (Viazzo 1990 ; Degeorges 2004 ; Rhoads & Thompson 1975), que pour la pérennité d'une diversité d'espèces inféodées aux milieux ouverts (Brown & McDonald 1995). La transhumance, pratique traditionnelle du pastoralisme dans les Alpes, a façonné le paysage rural pendant plusieurs siècles et favorise aujourd'hui la coexistence d'espèces symboliques de nos montagnes (Jay-Robert et al. 2008 ; Rhoads &

## *Introduction*

Thompson 1975). Les Alpes représentent donc un paysage ouvert, à haute diversité de plantes de prairies, dont la structure et la composition résulte de pressions anthropiques et naturelles (Carbonnaux 2007). La fermeture progressive de ces milieux ouverts, suite à la déprise agricole, est un processus lent. Il faudra de longues années pour que les paysages retrouvent une richesse spécifique comparable à celle des milieux ouverts (Vignon 2007). Cependant, le rôle du pastoralisme en tant que conservateur de biodiversité reste fortement discuté et surtout limité par l'intensité du pâturage (Ellison 1960). Le surpâturage est reconnu comme une menace importante pour de nombreuses espèces végétales et d'insectes (voir Negro et al. 2011 pour les alpes). Il peut même favoriser l'invasion d'espèces exotiques (Keeley et al. 2003). De nombreux auteurs reconnaissent la complexité des effets du pastoralisme sur les communautés naturelles et encourage une gestion raisonnée (Curtin 1995).

Selon la théorie des régimes de perturbations intermédiaires, les communautés d'espèces les plus riches seraient celles soumises à un niveau intermédiaire de perturbations (environnementales ou anthropiques) (Connell 1978). Ainsi, dans les Rhodopes et les Balkans de la Bulgarie, la perturbation du milieu montagnard par le travail de l'homme et par la « dent » du mouton, de la vache et du cheval, elle-même compensée en particulier dans les Alpes, par le rôle régulateur de l'ours, du loup et du lynx, permettent à de nombreuses espèces forestières et prairiales de prospérer (Carbonnaux 2007).

### COMMENT EVALUER DES STRATEGIES DE CONSERVATION DU LOUP DANS LE CONTEXTE CONFLICTUEL EN FRANCE?

L'arrivée, au début des années 90, du loup dans les Alpes françaises a engendré une nouvelle contrainte pour l'élevage ovin, déjà confronté à la libéralisation des échanges commerciaux avec la Nouvelle Zélande, premier pays producteur de viande ovine. Pour prévenir les attaques et pacifier le conflit qui se généralise là où le loup colonise, c'est-à-dire sur une grande partie des Alpes, mais aussi dans les Pyrénées, les Vosges, et le Jura, deux programmes de soutien ont été financés par l'Union européenne et les ministères chargés de l'écologie et de l'agriculture (programme Life 1997-1999 et 1999-2003). Aujourd'hui, un budget de plus de 5 millions d'euros est aconsenti par l'Etat, pour soutenir les éleveurs face aux contraintes imposées par la présence du loup. Ces programmes avaient pour intérêt d'améliorer les connaissances écologiques sur le loup, de favoriser la transparence de

## *Introduction*

l'information sur son suivi et sa gestion et d'améliorer la communication entre les acteurs. Ils permettraient également de valoriser une gestion locale des foyers d'attaques tout en respectant les stratégies générales définies par l'Etat et de mettre en place des mesures de protection efficaces et économes (MEED & MAP, 2008). Ainsi, de nombreuses méthodes traditionnelles qui avaient disparu en l'absence de prédateurs sont aujourd'hui réapparues et sont plus ou moins bien acceptées par les éleveurs (Plisson 2011). L'approche démontrée comme étant la plus efficace pour prévenir des attaques du loup sur les troupeaux domestiques est la combinaison de plusieurs mesures : le gardiennage permanent, le regroupement nocturne du troupeau et la présence de chiens de protection (Espuno 2004, Table 1). Ces méthodes sont cependant controversées car coûteuses en main d'œuvre et en temps. Les chiens de protection peuvent, par ailleurs, parfois être agressifs, entre autre avec les touristes et exigent une longue éducation (Landry 2001). Les dédommagements versés aux éleveurs suite à des attaques de loups ne permettent ni de prévenir ni de « guérir » les conflits que ces dernières engendrent : ils ne font que compenser les pertes économiques (Swenson & Andren 2005). Ces compensations prennent en compte les effets directs (déprédation) et indirects d'une prédation (e.g., stress ou avortements provoqués). Par contre, elles peuvent inciter à la corruption et nuire à l'acceptation des méthodes de prévention (Swenson & Andren 2005, Nyhus et al. 2003). Depuis 2003, suite à l'évaluation d'un statut démographique favorable de la population de loup (au niveau de sa croissance et de sa répartition, voir Chapitre 1 pour une définition), des arrêtés interministériels autorisent, chaque année, un quota de tirs d'individus (Chapron et al. 2003). Les tirs de défense et les tirs de prélèvements sont ainsi destinés à réduire les déprédations sur des foyers d'attaques. Ils ne sont autorisés que s'il n'existe pas d'autres solutions satisfaisantes et que lorsque le statut de conservation de l'espèce reste favorable (article 16 de Directive Habitat, 92/43/EEC). Pour rappel, le tir de défense, réalisé par un éleveur détenteur d'un permis de chasse, est autorisé par le préfet et consiste à tuer un individu lorsque les méthodes de protection et des tirs d'effarouchement n'ont pas suffi à empêcher ses attaques. En cas d'échec de toutes les mesures précédentes, des arrêtés préfectoraux autorisent des tirs de prélèvement dans la limite d'un quota établi à l'échelle nationale. Ces tirs sont réalisés par des agents de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage et par des lieutenants de louveteries, officiers publics membres contemporains d'un

## Introduction

ancien corps crée par Charlemagne en 813 pour chasser les loups (Espuno 2004). Ces tirs sont effectués de façon non ciblée au sein des meutes (MEED-MAP, 2008).

L'objectif principal de ma thèse est de proposer un cadre formel de prise de décision pour guider les gestionnaires à prendre des décisions efficaces sur la base des mesures de gestion mises en place actuellement. L'analyse annuelle du statut de conservation est actuellement basée sur une estimation empirique du taux de croissance (ratio du nombre d'individus estimé d'une année sur l'autre) pour déterminer un seuil minimal de viabilité en nombre de meutes. Si ce nombre minimum de meutes est observé, plusieurs scénarios de taux de prélèvement sur la population sont alors explorés sur 50 ans à l'aide d'une analyse de viabilité des populations. Pour cela, Chapron et al. (2003) utilisent un modèle, dit individu centré, basé sur le cycle de vie de l'espèce permettant d'évaluer chaque scénario de gestion et d'estimer la probabilité d'extinction. Cette probabilité est obtenue à partir du nombre de fois où une population s'est éteinte sur l'ensemble des populations simulées au cours du temps (White et al. 2000). Les analyses de viabilité des populations sont couramment utilisées pour déterminer les risques d'extinction et les effectifs minimum nécessaires au maintien des populations de grands carnivores (Boyce 1993, pour le grizzly (*Ursus arctos horribilis*), Taylor et al. 2005 pour l'ours polaire (*Ursus maritimus*); Ferreras et al. 2001, pour le lynx ibérique (*Lynx pardinus*); Carroll & Miquelle, 2006, pour les tigres (*Panthera tigris*); Burrow et al. 1994 pour le lycaons (*Lycaon pictus*); Bull et al. 2009 pour les loups). Ces analyses montrent cependant de nombreuses limites, car les risques d'extinction sont souvent estimés avec peu de précision et parfois même des biais (Ludwig 1999 ; Coulson et. al. 2001). Patterson et Murray (2008) ont, par exemple, montré que l'estimation du risque d'extinction de la population de Loup dans le parc Algonquin au Canada a été surestimée. D'autres études ont montré des cas d'analyses de viabilité qui sous-estimaient le taux d'extinction de populations (Reed 2003; Ludwig 1999). Le défaut d'intégration de la structure sociale des espèces a, par ailleurs, été critiqué dans la plupart des modèles de viabilité (Vucetich & Creel 1999) ; l'inconvénient le plus contraignant dans ces analyses est qu'un même scénario de gestion est évalué de façon constante dans le temps (Reed et al. 2003).

Je propose donc, dans cette thèse, une approche alternative pour l'évaluation des stratégies de gestion du loup en France. J'utilise une méthode d'optimisation définie dans un cadre de prise de décision structurée pour déterminer, en fonction de la structure sociale de

## *Introduction*

l'espèce, quelles stratégies de tirs de prélèvement permettent de répondre aux objectifs de la Directive Habitat avec le plus de confiance. Ma démarche se fonde sur une évaluation robuste du statut, des tendances et des mesures de contrôle de la population du loup, et ce à l'aide d'outils d'analyses statistiques, de modèles démographiques et de méthodes d'optimisation. J'ai ainsi suivi les étapes du cadre de l'aide à la décision structurée :

- I) Le premier chapitre présente les objectifs de gestion du loup en France. Il expose les règles de conservation de l'espèce établies par la Directive Habitat à l'échelle de l'Union européenne et les objectifs de contrôle maîtrisé de la population à l'échelle nationale et préfectorale. Nous présentons également dans ce chapitre une approche alternative à l'analyse de viabilité pour la prise de décision. Cette approche, guidée par les objectifs, formalise ces derniers sous la forme d'une fonction mathématique connue sous le nom d'utilité.
- II) Le deuxième chapitre se concentre sur la présentation du protocole de suivi et des données disponibles permettant d'évaluer les états (effectifs) et les tendances (taux de croissance) de la population. Cette étape importante envisage les configurations présente et future de la population. Elle passe par une analyse statistique des données par des modèles de capture-recapture. Cette analyse permet d'estimer les paramètres vitaux (taux de croissance, de survie et de recrutement) tout en incluant les sources d'incertitude qui résultent du processus de détection. Ces paramètres démographiques servent non seulement à définir les états du système mais aussi à calibrer des modèles démographiques.
- III) Le troisième chapitre est consacré à la construction de plusieurs modèles de projection de populations décrivant la démographie et la structure sociale du loup à partir des données disponibles et des connaissances générales sur l'espèce. Ces modèles représentent, dans un premier temps, le renouvellement naturel de la population. Ils s'articulent ensuite autour d'une variable d'action qui contrôle la dynamique naturelle. Ces modèles prédisent les effets des actions de gestions sur la structure et la dynamique de la population.
- IV) Le dernier chapitre représente l'étape finale du processus décisionnel (cf. Figure 1). Cette dernière étape regroupe l'ensemble des étapes successives propres à la prise de décision structurée (Figure 1) définies dans chaque chapitre. Elle apporte aux

## *Introduction*

gestionnaires un cadre décisionnel pour répondre aux compromis entre l'objectif de conservation du loup en France et l'objectif de contrôle de sa population énoncés dans le premier chapitre.



CHAPITRE 1 : EVALUATION DES STRATEGIES ACTUELLES  
DE GESTION ET NOUVELLES PROPOSITIONS

---

## 1. QUELS SONT LES OBJECTIFS JURIDIQUES ?

---

Au niveau international, le loup est protégé par la Convention de Berne, rédigée en 1979 et ratifiée par la France en 1990. Celui-ci est également classé espèce vulnérable par la CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) depuis 1973.

Au niveau de l'Union Européenne, la Directive Habitat (DH) (n°92/43) de 1992 a donné au loup le statut d' « espèce d'intérêt communautaire prioritaire », devant être protégée. Pour rappel, une directive est un acte normatif pris par les institutions de l'Union Européenne. À la différence d'un règlement communautaire, acte normatif qui s'applique totalement et directement, la directive donne des objectifs à atteindre par les pays membres, dans un certain laps de temps. Ce délai est donné aux gouvernements nationaux pour qu'ils puissent s'adapter à la nouvelle réglementation. Il est en général de deux ans, pour la mise en vigueur des dispositions législatives et administratives nécessaires et de six ans pour l'établissement des listes de sites et d'espèces d'intérêts communautaires (Guide interprétatif de la DH 2007). Qu'entend la directive par espèce communautaire prioritaire? C'est une espèce sauvage dont l'habitat naturel transfrontalier faisant partie du patrimoine de la Communauté ne cesse de se dégrader et pour laquelle il faut donc prévoir des mesures conservatoires (92/43/EEC). Selon l'article 6 de la Convention de Berne et l'article 12 de la Directive Habitat, toutes formes de transport, de perturbation, de commerce, de capture, de détention et de mise à mort intentionnelle sont interdits ainsi que « la destruction intentionnelle des sites de reproduction ou des aires de repos » (92/43/EEC).

Le loup est, par ailleurs, protégé au niveau national par le Code de l'environnement qui le classe sur la liste des mammifères protégés sur l'ensemble du territoire (articles L. 411-1 et L. 411-2).

## 1.1 OBJECTIFS A L'ECHELLE DE L'UNION EUROPEENNE

Si le loup devait être déclassé, de l'annexe II à l'annexe III de la Convention de Berne, une demande de la Suisse qui fut déjà rejetée par le Conseil des Ministre en 2004, la France resterait, en tout état de cause, soumise à la DH. Je m'attacherai donc, dans ce chapitre, à n'exposer que les objectifs de la DH et du gouvernement français.

### ARTICLE 2 DE LA DIRECTIVE HABITAT : UN DOUBLE OBJECTIF

Selon l'article 2 de la DH, l'objectif du statut de protection accordé au loup est double : celui « d'assurer le maintien ou le rétablissement, dans un état de conservation favorable, des habitats naturels et des espèces de faune et de flore sauvages d'intérêt communautaire », tout en tenant compte « des exigences économiques, sociales et culturelles, ainsi que des particularités régionales et locales » (92/43/EEC, article 2).

Cette directive convient, d'une part, qu'il est de la responsabilité des états membres d'assurer au sein même de leur territoire « la préservation, la protection et l'amélioration de la qualité de l'environnement, y compris la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages ». Elle reconnaît, d'autre part, que cet objectif d'intérêt communautaire ainsi que l'adoption des mesures nécessaires pour y répondre peuvent « imposer une charge financière excessive à certains États membres compte tenu de la répartition inégale de ces habitats et espèces dans la Communauté ». Cette directive prévoit ainsi « la possibilité de dérogations sous certaines conditions » (92/43/EEC, article 12).

### DEROGATIONS

D'après l'article 16 de la DH, les exigences imposées par l'article 12 peuvent être dérogées si elles ne contredisent pas les objectifs de l'article 2, c'est-à-dire « pour prévenir des dommages importants aux cultures, au bétail, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et aux autres formes de propriété; dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, ou d'autres. y compris de nature sociale ou économique, et pour des motifs qui comporteraient des conséquences bénéfiques primordiales pour l'environnement. ». De telles dérogations autorisent « dans des conditions strictement contrôlées, sur une base sélective, la prise, la

détention ou toute autre exploitation judicieuse de certains animaux en petites quantités et spécifiés par les autorités nationales compétentes.». Elles sont accordées à la seule condition « qu'il n'existe pas une autre solution satisfaisante et que la dérogation ne nuise pas au maintien, dans un état de conservation favorable » des populations des espèces concernées dans leur aire de répartition naturelle (92/43/EEC, article 16).

« A CONDITION QU'IL N'EXISTE PAS UNE AUTRE SOLUTION SATISFAISANTE »

Afin d'illustrer ce que signifie l'article 16 de la DH, prenons l'exemple de la gestion du loup en Suède. En 2009, la Suède a signé une autorisation de tuer sur son territoire 27 loups, autorisation qui a fait l'objet de poursuites devant la Cour de Justice européenne (Chapron et al. 2012). La Commission européenne a jugé qu'il y avait eu un manque d'engagement de l'état pour la mise en place de mesures alternatives. Le gouvernement suédois affirmait, quant à lui, que ces mesures létales étaient la seule mesure réellement efficace pour augmenter la tolérance des acteurs (Darpö 2011 ; Michanek 2012). La Commission européenne n'a jusqu'à ce jour, jamais jugé que les dérogations de tirs prises en France venaient contredire l'article 16 de la DH. De même, le Conseil d'Etat a, jusqu'à maintenant, rejeté tous les recours intentés devant les tribunaux contre les arrêtés mis en place depuis 2003. Le Conseil d'état a systématiquement convenu que les mesures de protection et les tirs d'effarouchement ne permettaient pas, à eux seuls, d'assurer l'équilibre social.

Comment alors l'acceptabilité sociale de la présence du loup se mesure-t-elle (Decker et al. 2006) ? L'efficacité des différentes mesures de prévention (létales ou non) sur l'acceptabilité sociale semble très variable et spécifique aux conditions locales et nationales. Comment déterminer, le long du gradient de réponses (mesures/efficacité/acceptabilité), un seuil au-delà duquel il n'existerait pas d'autres solutions satisfaisantes ? La Commission Européenne n'a pas donné de réponse précise aux états membres. Face aux critiques concernant le manque de formulation explicite des conditions de dérogation, la Commission a donc publié, en janvier 2007, un guide interprétatif sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire. D'après ce guide, la commission « reconnaît que la protection absolue de tous les individus d'une espèce ne peut être garantie ». Concrètement, ce guide valide la possibilité de faire appel aux mesures dérogatoires, à titre préventif, sans attendre que des dommages aient lieu : « il n'est pas nécessaire que ce dommage important se soit déjà produit; il suffit qu'il soit susceptible de se produire » (III. 2. b. 19, Guide interprétatif 2007). Il

précise également que ces dérogations et les mesures qu'elles impliquent doivent être acceptées « dans l'intérêt de la population globale, suivant le principe de proportionnalité (dans le but d'atteindre l'objectif global) » (Guide interprétatif 2007 cité dans MEEDAT-MAP 2008).

Je n'ai pas tenté, au cours de cette thèse, de déterminer où se place le curseur sur l'échelle de réponses sociales aux mesures de gestion, mais je me suis plutôt concentrée sur la deuxième condition de l'article 16 à savoir : « que la dérogation ne nuise pas au maintien, dans un état de conservation favorable ».

Selon le même guide interprétatif, ces dérogations ne doit pas compromettre la croissance globale des populations d'espèces protégées. Le libellé de l'article 16 précise du reste que les « mises à mort d'individus d'une espèce de grand carnivore ayant une aire de répartition étendue devront être évaluées au niveau de la population (le cas échéant transfrontalière)». En Europe, les plans d'actions pour la conservation des grands carnivores sont plus ou moins bien coordonnés, selon les pays et l'espèce, entre pays transfrontaliers. La stratégie pan-alpine de conservation du lynx fournit un bon exemple de coopération internationale dans le suivi et la gestion de cette espèce (Molinari-Jobin et al. 2003). En 2005, le Conseil de l'Europe a réuni, au cours d'un séminaire, un comité 1000 experts des grands carnivores pour encourager une coordination de plans d'action conjoints entre états. Ce groupe a relevé, pour certains pays comme l'Allemagne et l'Espagne, un manque de volonté politique, des disparités entre les législations et les financements de pays limitrophes, et parfois même entre régions d'un même état (Bath et al. 2005). Concernant la gestion du loup, le groupe a reconnu une bonne transparence scientifique en Scandinavie (Bischof & Swenson 2012), mais y a aussi relevé certaines divergences politiques (Bath et al. 2005). Pour le loup des Alpes, le comité a reconnu l'existence d'une seule et même population transfrontalière entre l'Italie, la Suisse et la France et donc le besoin de sa gestion commune. Le comité a, par ailleurs, noté une bonne complémentarité entre les méthodes de suivi des différents pays.

#### QUEL EST L'ETAT DE CONSERVATION DU LOUP ? EST-IL FAVORABLE ?

Pour la Commission Européenne, la conservation se définit comme un ensemble de mesures requises pour maintenir ou rétablir les habitats naturels et les populations d'espèces de faune et de flore sauvages dans un état « favorable » au sens :

## *Chapitre 1. Formalisation des objectifs*

- « son aire de répartition naturelle ainsi que les superficies qu'il couvre au sein de cette aire sont stables ou en extension ;
- il existe et il continuera probablement d'exister un habitat suffisamment étendu pour que ses populations se maintiennent à long terme ;
- la structure et les fonctions spécifiques nécessaires à son maintien à long terme existent et sont susceptibles de perdurer dans un avenir prévisible ;
- 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 »  
(92/43/EEC, article 1).

Selon l'avis d'experts de LCIE (Large Carnivore Initiative for Europe), une population isolée de 100 individus répartis en 15 meutes suffirait à maintenir une population viable, en l'absence de signes de dépression génétique (Boitani 2000, Marboutin & Duchamp. 2005). Le modèle de Chapron et al. (2003), montre que l'abondance et le nombre de meutes minimales nécessaires pour assurer la persistance d'une population de loup dépendent du taux de croissance et de l'estimation des paramètres vitaux. Par ailleurs, les effectifs minimum de viabilité estimés des modèles de viabilité diffèrent du statut de conservation favorable. Selon les textes législatifs, le statut de conservation doit être bien plus élevé que cet effectif minimal. Souvent, il est conseillé qu'il ne soit pas basé sur un effectif brut mais plutôt sur une fourchette d'effectifs et/ou sur une tendance (comme le taux de croissance) (Chapron et al. 2012). Pour bien comprendre chaque point de la définition du critère de statut de conservation favorable, nous revenons à l'exemple sur la gestion du loup en Suède. Selon la Commission Européenne, le loup scandinave n'avait pas un statut de conservation suffisamment favorable pour permettre un prélèvement de 15% du total de sa population et ce, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les effectifs de la population étaient trop faibles (Darpö et al. 2011). La population de loups en Scandinavie est aujourd'hui estimée à 250-290 individus dont plus de 180 d'entre eux seraient en Suède (Chapron et al. 2012). Par ailleurs, l'aire de répartition de l'espèce ne répondait pas aux critères de conservation favorable : l'espèce est extirpée sur 50% du territoire suédois dans la zone réservée au peuple Sàmi qui y élève des troupeaux de rennes. Depuis les 30 dernières années, seuls 3 loups ont pu traverser cette zone située au nord de la Finlande et au centre de la Suède. Ceci explique aussi, en partie, le dernier point pour lequel la Commission a estimé que le statut de conservation de la population scandinave n'était pas favorable, à savoir une très faible variabilité génétique et un fort taux de

consanguinité (Liberg et al. 2005). Une population au statut de conservation favorable pourrait donc se définir comme une population génétiquement diversifiée, spatialement étendue et démographiquement viable sur le long terme.

Au cours de ma thèse, j'ai abordé une partie des deux derniers critères de conservation énoncés ci-dessus : celui d'abord d'évaluer le statut de conservation du loup en France, puis celui de déterminer si la structure et la dynamique de la population est viable sur le long terme, tout en tenant compte des possibles dérogations de tirs, conformes à l'article 16 de la DH.

## 1.2 OBJECTIFS AU NIVEAU NATIONAL ET STATUT JURIDIQUE DU LOUP EN FRANCE

La Commission Européenne laisse les états signataires libres d'adopter et de mettre en œuvre les mesures appropriées pour répondre aux objectifs de l'article 2. Les autorisations de dérogations et les conditions dans lesquelles elles s'appliquent relèvent, également, de la décision et de la compétence des autorités nationales (MEEDAT-MAP 2008). En d'autres termes, l'article 16 de la DH répond à un compromis entre le besoin d'autonomie des gouvernements d'adopter leurs propres mesures de gestion/conservation des ressources naturelles de leur territoire et le besoin des institutions européennes de légiférer sur les statuts de protection de la biodiversité en tant que problème d'ordre communautaire (Darpö 2011).

L'objectif de l'Etat est de maintenir une population dans un état démographique et une distribution géographique en accord avec les critères définis par la Directive Habitat. En accord avec les représentants des organisations professionnelles agricoles et des associations non gouvernementales, le gouvernement a mis en place un plan national d'action, couvrant la période 2008-2012, dont les objectifs se résument à :

- « accompagner l'expansion de la population de loups en limitant les impacts de la présence de l'espèce sur les activités humaines, notamment sur l'élevage ;
- garantir le maintien d'un état de conservation favorable du loup, en accord avec les critères définis par la Directive Habitat ;
- mettre en place une gestion différenciée de la population de loups, sur la base de

critères à la fois biologiques et anthropiques » (MEEDAT-MAP 2008).

En France, le suivi extensif opportuniste de la population de loups (Chapitre 2) n'apporte qu'une information incertaine sur les zones d'absence de l'espèce. Il nous a donc semblé difficile d'extrapoler l'aire de présence de l'espèce à partir de celle qui est observée et, a fortiori, de prédire les futures zones de colonisation. Par conséquent, nous nous sommes concentrés uniquement sur les deux derniers objectifs. J'apporte, dans la discussion générale de cette thèse, quelques éléments de réflexion sur l'évaluation de l'aire de distribution de l'espèce à partir des données disponibles.

#### OBJECTIFS BIOLOGIQUES

Du point de vue biologique, l'unité fonctionnelle de l'espèce est la meute (unité sociale reproductrice), et c'est sur cette unité que se base la majorité des programmes de réintroduction, de conservation et de gestion de l'espèce (Mech & Boitani 2003). Par exemple, certains programmes de conservation de l'espèce, ont pour objectif d'introduire des louveteaux nés en captivité dans les tanières de meutes sauvages pour augmenter la variabilité génétique d'une population soumise à des effets fondateurs (Darpö 2011 ; Becker 2012). Les programmes de réintroduction du loup rouge au Nouveau Mexique ont montré, de leur côté, un meilleur taux de succès lorsque des individus étaient relâchés en meutes (couples avec louveteaux) que lorsqu'ils étaient réintroduits seuls (Mech & Boitani 2003). Certains pays basent leurs programmes de gestion du loup sur le nombre d'unités reproductrices. Par exemple, la Norvège a pour objectif de maintenir la population transfrontalière à la Suède à moins de 3 meutes installées sur le territoire (Bull et al. 2009). Aux Etats-Unis, la gestion des populations de loups se fait souvent par des méthodes de zonages (Fuller 1995). Pour rappel, le zonage est une méthode qui consiste à définir des zones de protection totale de l'espèce et d'autres zones où celle-ci est contrôlée. Bien que les limites de ces zones soient souvent établies sur des espaces où le loup est le moins susceptible de s'attaquer aux troupeaux domestiques (Linnell 2005), ces zones doivent inclure des espaces suffisamment grands et connectés pour que plusieurs meutes puissent y établir leur territoires (Chapron et al. 2003 ; Jimenez 2001 ; Fuller 1995). La France ne possède pas d'aires protégées suffisamment larges et connectées pour soutenir une population viable : cette stratégie n'y a donc pas été retenue



(Chapron et al. 2003). A ma connaissance peu de programmes de gestion des loups s'appuient sur l'indicateur du taux de croissance (Chapron et al. 2003 ; Marboutin & Duchamp. 2005). Le taux de croissance est pourtant un indicateur de gestion pertinent pour évaluer les réponses démographiques suite à la mise en place de mesures de gestion (Fuller et al. 2003, Keith et al. 1983 ; Article 2).

Le nombre de meutes et le taux de croissance sont donc des indicateurs complémentaires qui permettent de déterminer respectivement les risques d'extinction fonctionnelle et les risques d'extinction démographique (Chapron et al. 2012). Aujourd'hui, les stratégies de gestion du loup en France se basent sur le modèle de viabilité de Chapron et al. (2003) qui détermine la probabilité d'extinction à partir de ces deux indicateurs, le nombre de meutes et le taux de croissance. Dans ma thèse, j'ai évalué les stratégies de gestion sur la base de ces deux indicateurs de gestion/conservation (Article 1) mais sans faire appel à la probabilité d'extinction qui peut, aussi bien, être biaisée positivement et alors être surestimée (Patterson & Murray 2008) ou biaisée négativement et alors être sous-estimée (Reed 2003 ; Ludwig 1999).

#### OBJECTIFS SOCIAUX

Tuer un loup peut, parfois, être préconisé pour prévenir, localement et à court terme, des dégâts sur l'élevage (Bradley 2004). Rien ne peut, par contre, garantir l'efficacité de cette mesure à moyen ou long terme et à différentes échelles spatiales, surtout lorsque l'espèce est en phase de colonisation et de croissance démographique (Treves & Naughton-Treves 2005 ; Brainerd et al. 2008 ).

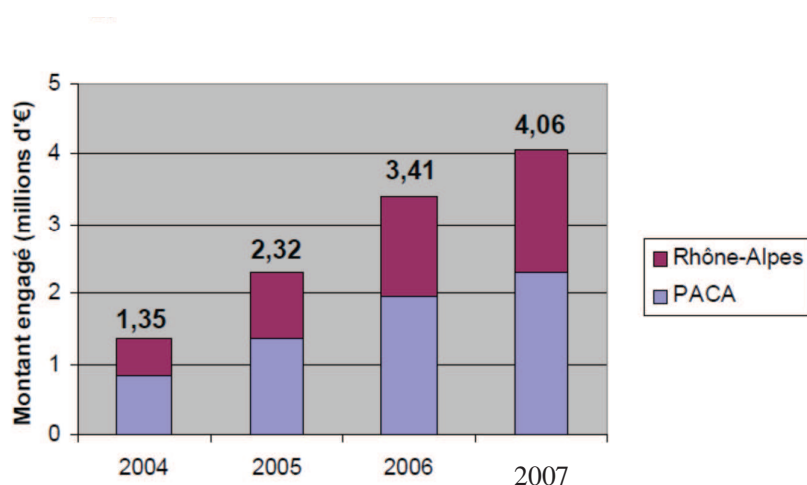
Selon Mauz (2002), les objectifs divergents qui règnent autour de cette espèce sont revendiqués par deux groupes d'acteurs : les « lycophiles » et les « lycophobes ». Les partisans du premier groupe regrouperaient le monde de la protection de la nature et des agents d'espaces protégés de la nouvelle génération. Le second groupe rassemblerait les détracteurs du carnivore dans lequel se retrouve le monde agricole, cynégétique et des agents d'espaces protégés de l'ancienne génération, recrutés avant les années 1980. Mounet (2007) évoque la tendance récente d'une « hybridation » des deux camps. Mauz (2002) et Mounet (2007) distinguent trois différents épisodes de positionnement et de transitions sociales sur la question du loup en France. Le premier fut celui d'un évitement entre les deux camps : les lycophiles gardaient sous silence tout signe de présence du loup et les lycophobes refusaient

toute mise en place de méthodes de prévention, signe d'acceptation du loup. Le deuxième épisode fut la phase d'une confrontation polémique où les camps s'échangeaient des arguments autour du rôle du loup et du pastoralisme et se disputaient sur l'origine de son retour (pour beaucoup de lycophobes, le loup aurait été clandestinement réintroduit).

L'épisode actuel montre une avancée vers une « cogestion du loup et du mouton » (Mounet 2007). De nombreux lycophyles reconnaissent, ainsi aujourd'hui, le droit de défense (par tirs si besoin) des éleveurs, face au nombre d'attaques provoquées par le loup. De l'autre côté, le monde agricole, petit à petit, supporte le surcoût et la surcharge de travail, qu'implique la mise en place des méthodes de protection. Les objectifs sociaux actuels ne portent donc plus sur la nécessité de prouver l'origine naturelle du retour du loup, mais plus sur les modalités de la prise en charge de la gestion du loup (Mounet 2007). Il s'agit donc de répondre à des questions telles que : combien de tirs chaque partisan d'un groupe serait-il prêt à autoriser ? Ces tirs permettent-ils de réduire le nombre de déprédations ? Atténuent-ils la tension sociale et pacifient-ils le conflit dans son ensemble ?

#### OBJECTIFS ECONOMIQUES

Face à l'augmentation du nombre d'attaques d'origine lupine sur les troupeaux domestiques et au prorata de l'extension de la colonisation du loup, les moyens financiers consacrés à la mise en place de mesures de protection ont largement augmenté. Les crédits dépensés par l'Etat sur « le dossier loup » sont passés de 1,35 millions d'euros en 2004 à 4,06 millions d'euros en 2007 (Figure 3). En 2007, le montant des indemnités des dommages imputés au loup a été évalué à environ 820000 euros (MEE-DAT-MAP 2008). A titre comparatif, plus de 30 millions d'euros d'indemnités (financées en partie par les fédérations de chasseurs) ont été versés, en 2007, aux agriculteurs pour compenser les dégâts provoqués par le grand gibier (80% d'entre eux liés au sanglier) (Klein et al. 2010).



**Figure 3 :** Evolution des coûts induits par la mise en œuvre des aides versées aux éleveurs, de 2004 à 2007 dans la région Rhône-Alpes et la région PACA. Ces rémunérations sont proportionnelles aux surcoûts liés à une meilleure protection du troupeau contre les attaques, et se mesurent au travers de quatre options : le temps de gardiennage supplémentaire, le regroupement dans un parc de nuit en clôtures mobiles, l'achat et l'entretien de chiens de protection, l'analyse de vulnérabilité du troupeau à la prédation (source : MEEDAT-MAP 2008).

Il est important de tenir compte, par ailleurs, des coûts et de la rentabilité que représente le prélèvement d'individus et qui mériteraient une analyse comparative aux coûts d'indemnisation. L'investissement des tirs de prélèvement est variable d'une année sur l'autre. Par exemple en 2006, 2 loups ont été tués après une mobilisation d'en moyenne 21 jours par agent de l'ONCFS et par agent de la louveterie. Alors qu'en 2007, les 2 protocoles de prélèvement autorisés ont mobilisé 104 jours/agent sans qu'aucun loup ne soit tué (MEEDAT-MAP 2008). Quantifier le coût économique à proprement parler des tirs de prélèvement reste difficile étant donnée l'effort bénévole de nombreux agents de la Louveterie et de l'ONCFS.

A côté des sommes engagées par l'Etat, le retour du loup en France impose des coûts personnels à certains acteurs et des recettes à d'autres. Dans les zones à fort risque de prédation, la présence du loup impose une surcharge de travail aux éleveurs, estimés en moyenne par la profession agricole de 49h par semaine, avec des écarts importants selon la stratégie adoptée pour protéger le troupeau (Silhol et al. 2004). Cette surcharge de travail n'est pas facile à convertir en euros, du fait de l'hétérogénéité des personnes réalisant ces heures supplémentaires (bénévole, famille, éleveur, berger) (Mounet 2007). Il existe, par

ailleurs, pour beaucoup d'autres acteurs, des intérêts économiques (revalorisation des zones rurales, écotourisme) associés au retour du loup qu'ils seraient importants de quantifier (Mounet 2007).

Nous soulignons, ici, l'importance de prendre en compte l'ensemble des coûts économiques, des investissements parfois non monétaires, mais aussi des bénéfices que peut apporter la présence de l'espèce dans le paysage rural. Minimiser les dépenses économiques est un objectif qui nécessite des analyses approfondies, telles que des bilans coûts / bénéfices évalués à l'échelle nationale et locale. Ces analyses ne font pas l'objet de cette thèse mais pourrait être intégrées dans le cadre décisionnel utilisé. Je discute cette éventualité dans les perspectives de la thèse.

## 2. FORMALISATION MATHÉMATIQUE DES OBJECTIFS

---

### 2.1 VARIABLE DE DECISION ET CONTRAINTES NUMÉRIQUES (ARTICLE 3)

La prise de décision par programmation dynamique stochastique (PDS) apporte, aux gestionnaires, des solutions optimales pour répondre aux objectifs, eux-mêmes formalisés sous forme d'une fonction d'utilité, connue sous le nom de critère d'optimisation (Article 3). Il s'agit d'une fonction d'une ou plusieurs variables de décision, qui elles-mêmes dépendent, directement, des états et des actions du système ou, indirectement, d'indicateurs, comme le taux de croissance (Article 4). La fonction d'utilité traduit, en quelque sorte, les bénéfices ou les coûts d'une action appliquée sur un état du système, évalués par rapport à son effet sur l'état futur et à sa probabilité de répondre aux objectifs (par exemple les bénéfices apportées par les tirs d'individus effectués une certaine année, évalués par rapport aux conséquences de ces tirs sur l'effectif de la population l'année qui suit) (Runge et al. 2011 ; Conroy et al. 2008). La théorie de la décision (Berger 1985 ; Lindley 1985) consiste, entre autre, à maximiser l'utilité lorsqu'elle est formulée en terme de récompenses ou à minimiser l'utilité lorsqu'elle représente des pénalités (Article 3). Elle dépend, également, des contraintes qui répondent souvent à des conditions, des seuils ou des compromis de gestion, celles-ci peuvent être fixes (sous forme de facteur ou de constante de la fonction) ou variables (sous forme de

variables pouvant être aléatoires) (Williams et al. 2002). Ces variables et ces contraintes de décision forment les règles de décision, que nous illustrons par l'exemple suivant. Une étude récente en biologie des populations avait pour objectif de contrôler des populations de rats laveurs (*Procyon lotor*) afin d'améliorer le succès reproducteur de l'huître à long bec (*Haematopus longirostris*) (Martin et al 2010). Cette étude a défini l'utilité en fonction d'une variable de décision : les effectifs futurs de la population de rats laveurs. Cette variable dépend des variables d'états du modèle, utilisées pour décrire la dynamique de cette population, i.e. l'abondance des adultes et l'abondance des jeunes. Elle dépend aussi de la variable d'action définie comme le nombre total d'individus tués. Cette même étude définissait également l'utilité sur des contraintes. Une première contrainte vaut 1 si l'abondance de raton laveur est supérieure à un certain seuil de viabilité et 0 en cas contraire. La seconde contrainte se traduit sous la forme d'une variable (productivité de l'huître  $r$ ) remplissant ou non une condition. La contrainte vaut 1 si la population d'huîtres produit, en moyenne, plus de 0.35 poussins par couple reproducteur. Dans le cas contraire, elle évalue la perte de productivité par rapport à l'objectif  $r = 0.35$ . Ces deux contraintes sont ensuite multipliées à la variable de décision, et affectent négativement la valeur de l'utilité si les objectifs de productivité de l'huître et de viabilité du raton laveur ne sont pas remplis (Martin et al. 2010).

La procédure de PDS apporte ensuite la solution exacte à un problème formulé au travers des objectifs, du modèle dynamique et des mesures d'actions choisis. Ces solutions optimales correspondent à des stratégies optimales dépendant du temps et de l'état du système. Un autre exemple en biologie invasive a évalué, au cours du temps, les stratégies optimales de suivi et d'éradication de la fourmi de feu en Australie (*solenopsis invicta*), en fonction de la densité cette population (Baxter & Possingham 2011). Cette étude révèle que, pour éradiquer l'espèce, la stratégie optimale serait de ne pas agir activement pendant les 5 premières années afin de se concentrer, pendant ce temps, sur l'amélioration des cartes de distribution de l'espèce. Une fois l'aire de répartition de l'espèce correctement estimée, les différentes stratégies de suivi, intensif ou extensif, de l'espèce varieraient selon sa densité (Baxter & Possingham 2011).

## 2.2 APPLICATION AUX OBJECTIFS DE GESTION/CONSERVATION DU LOUP EN FRANCE (ARTICLE 4)

La première étape est donc de formaliser les objectifs du gouvernement français qui vise, lui-même, à réduire l'impact de la prédation du loup sur les troupeaux tout en répondant aux attentes de la Directive Habitat et à son exigence du maintien de l'expansion spatiale et numérique de l'espèce.

En vue d'assurer la croissance ou la stabilité démographique à long terme de la population, nous avons choisi de baser la variable de décision de la fonction d'utilité sur le taux de croissance et ce, pour plusieurs raisons explicitées dans le chapitre 2. Numériquement, cela revient à garantir le maintien d'un taux de croissance annuel  $\lambda$  supérieur ou égal à  $\lambda_{\min} = 1$ . Nous avons ensuite convenu, avec Eric Marboutin, chef de projet loup-lynx et Christophe Duchamp, chargé de recherche à l'ONCFS, d'une contrainte supérieure imposée sur le taux de croissance qui se traduit alors comme un facteur de contrôle de la population. Cette contrainte a été fixée à  $\lambda_{\max} = 1.15$  (estimation du taux de croissance actuel) mais plusieurs scénarios, dans lesquels cette contrainte varie, ont été envisagés. Nous avons ainsi représenté la fonction d'utilité comme une fonction quadratique, bornée entre 0 à 1, qui donnent une valeur nulle à toutes populations décroissantes  $\lambda < 1$  mais également à toute population connaissant plus de 15% de croissance annuelle,  $\lambda > 1.15$  (Eq. 1). Cette fonction atteint sa valeur maximale (ou meilleure récompense) de 1 lorsqu'une population montre un taux de croissance  $\lambda^* = 1.075$  soit 7.5 % de croissance annuelle. Mathématiquement, on peut écrire cette fonction d'utilité appelée U1 comme :

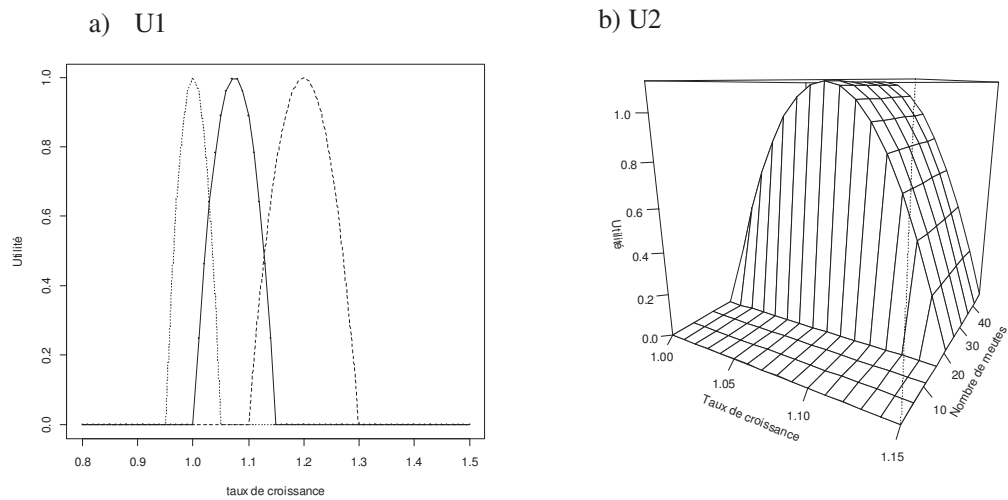
$$U1 = \begin{cases} a * (\lambda - (\lambda_{\min})) * (\lambda - (\lambda_{\max})) & \text{si } (\lambda_{\min} \leq \lambda \leq \lambda_{\max}) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad \text{Eq. 1}$$

où  $a = -178$  le coefficient quadratique calculé de sorte que la valeur maximale soit égale à 1 (Figure 4.a). J'ai envisagé, dans le dernier chapitre, des cas d'utilité avec d'autres contraintes ( $\lambda_{\min}$  et  $\lambda_{\max}$  et d'autres optima  $\lambda^*$ ) afin d'explorer la sensibilité de la stratégie optimale à la manière dont les objectifs sont formulés.

Les patrons de colonisation de l'espèce sont difficiles à modéliser du fait de la plasticité écologique de l'espèce et de sa dispersion caractéristique en « tâches » (Mech & Boitani 2003). Sur le territoire français, ces patrons sont représentés en termes de nombre de stabilisations des zones de présence permanentes en meutes (ZPP, présence confirmée par

analyse génétique d'au moins un individu sur deux hivers consécutifs) et du nombre de nouvelles communes où la présence de l'espèce a été détectée (MEEDAT-MAP 2008 ; Figure 5). Notre modèle démographique n'étant pas spatialement explicite, nous n'avons pu prendre en compte la variable « nombre de communes ». Nous avons ainsi interprété l'objectif d'un maintien d'une croissance géographique en termes de nombre de meutes présentes sur le territoire, soit 19 meutes en 2011 (Figure 5). Dans un premier temps, l'objectif de croissance spatiale a été formalisé comme un facteur de contrainte dans l'utilité (Figure 4.b). Cette nouvelle fonction d'utilité a été définie de la même manière que celle décrite ci-dessus, à la différence près que nous y avons rajouté une condition : si une action mène à une population inférieure à 20 meutes ( $M_{min}$ ), l'utilité est alors nulle (aucune récompense) (Eq. 2). Mathématiquement, cette fonction d'utilité s'écrit :

$$U_2 = \begin{cases} a * (\lambda - (\lambda_{min})) * (\lambda - (\lambda_{max})) & \text{si } (\lambda_{min} \leq \lambda \leq \lambda_{max} \text{ et } N_{meute} \geq M_{min}) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad \text{Eq 2}$$



**Figure 4:** Différentes formes utilisées pour la fonction d'utilité. a) U1 la fonction qui dépend seulement du taux de croissance. La courbe en trait plein représente le cas où le taux de croissance désiré est  $\lambda^*=1.075$  obtenu avec les contraintes  $\lambda_{\min}=1$  et  $\lambda_{\max}=1.15$  et avec un coefficient quadratique  $a=-178$ . La courbe en pointillés montre un cas où l'optimum est atteint à  $\lambda^*=1$  avec des contraintes  $\lambda_{\min}=0.95$  et  $\lambda_{\max}=1.05$  et un coefficient  $a=-400$ . La courbe en tirets présente un cas où l'optimum est atteint  $\lambda^*=1$  avec des contraintes  $\lambda_{\min}=1.1$  et  $\lambda_{\max}=1.30$  et un coefficient  $a=-100$ . Rappelons que le coefficient quadratique permet de borner le maximum à une valeur de 1 ; b) la fonction U2 représente le cas où une contrainte sur un nombre minimal de 20 meutes est ajoutée. C'est sur cette fonction que s'effectue, dans le chapitre 4, l'analyse de sensibilité de la stratégie optimale aux changements d'optimum (comme le montre le graphique a).





**Figure 5** : Localisation des zones de présence permanente (ZPP) entre 2010 et 2011. On dénombre 27 ZPP dont 19 meutes. L'hydrographie en bleu représente les principaux cours d'eau (rivières, lacs et fleuves). Les ZPP sont présentes dans 9 départements : Isère, Savoie, Haute-Savoie, Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-Alpes, Drôme et Pyrénées Orientales. Carte fournie par C. Duchamp, voir aussi <http://www.loup.developpement-durable.gouv.fr/>.

### 3. CONCLUSION

---

L'intérêt de ce chapitre a donc été de présenter brièvement les objectifs concernant la conservation et la gestion du loup à plusieurs échelles administratives (internationales, européennes et nationales) et dans plusieurs disciplines (écologie, économie, sociologie). J'ai formulé, ensuite, les objectifs écologiques en une fonction d'utilité maximisant les opportunités pour les remplir. Je me suis attachée, pour cela, à incorporer les deux critères d'évaluation du statut de conservation de l'espèce définis par la DH : la croissance démographique et l'augmentation de l'aire de répartition de l'espèce. Ces deux critères ont été évalués par deux indicateurs : le taux de croissance et le nombre de meutes. Le chapitre suivant explique comment ces indicateurs sont estimés et pourquoi nous les avons choisis pour évaluer les mesures actuelles de gestion de l'espèce.

---

CHAPITRE 2 : INDICATEURS DEMOGRAPHIQUES POUR LA  
GESTION/CONSERVATION DU LOUP EN FRANCE

---

## 1. METHODES NON-INVASIVES POUR LE SUIVI DES GRANDS CARNIVORES

---

Le suivi des grands carnivores relève d'un véritable défi en biologie de la conservation (Boitani et al. 2012). Leur faible densité, leur comportement craintif et les larges territoires qu'occupent ces espèces les rendent difficiles à suivre par des méthodes classiques, nécessitant souvent la capture physique d'individus (Karanth et al. 1998, Solberg et al. 2006). Ces dernières, appelées méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR), consistent à capturer des individus puis à les relâcher dans leur milieu naturel, après les avoir marqués pour les reconnaître lors d'une éventuelle recapture. Le marquage physique de ces animaux peut se faire soit à l'aide de bagues pour les oiseaux (e.g., Pradel et al. 1997 ; Schaub et al. 2001 ; Franklin et al. 2004), de puces électroniques pour les poissons, les reptiles et certains mammifères (e.g., Casal et al. 2007 ; Buoro et al. 2011), de colorants consommés par des insectes (e.g., Tamashiro et al. 1973), de marqueurs fluorescents pour les reptiles ou encore à l'aide de marques corporelles naturelles chez certains amphibiens (e.g., Pellet & Pellet 2003). Pour le suivi des grands carnivores, on utilise plus généralement des méthodes dites non invasives (pas de capture physique d'individus). Parmi ces méthodes de suivi, le piégeage photographique utilise des marquages corporels d'individus photographiés pour les identifier. Ces marques naturelles peuvent être soit des patrons de tâches ou de rayures du pelage, comme c'est le cas pour l'ocelot (*Leopardus pardalis*) (Trolle & Kéry 2003), le lynx (*Lynx lynx*) (Blanc et al. 2012) et le tigre (*Panthera tigris*) (Karanth & Nichols 1998), soit la présence de cicatrices, de callosité ou de mutilations chez la baleine franche de l'Atlantique Nord (*Eubalaena glacialis*) (Caswell et al. 1999) et chez le lamantin (*Ichneutes manatus*) (Langtimm et al. 2004). Un autre protocole de suivi non invasif couramment consiste à un suivi dit moléculaire (Lukacs & Burnham 2005) où des échantillons biologiques, tels que poils, urine, sang, fèces ou échantillons de peau sont récoltés (Egert et al. 2003 pour le suivi d'éléphants (*Loxodonta africana*); Pasboll et al. 1997 pour la baleine à bosse ; Wasser et al. 2004 ; Long 2007 pour le suivi des grands carnivores) ou à l'aide de pièges comme le barbelé utilisé pour récupérer les poils d'ours (Woods et al. 1999 ; Boulanger et al. 2008) . En France, les grands carnivores sont suivis par ces méthodes non-invasives. Ils le sont à la fois pour des raisons économiques (un suivi télémétrique demanderait un investissement budgétaire conséquent), pratiques (pour couvrir une large surface d'échantillonnages) mais aussi en

raison du statut de protection dont bénéficient ces espèces (92/43/EEC, article 12). En effet, ces approches de suivi sont d'autant plus pertinentes pour l'étude d'espèces protégées qu'elles évitent toute manipulation et dérangement des espèces, comme stipulé dans la Directive Habitat. Le suivi du lynx dans le Jura et les Vosges s'opère ainsi par le piégeage photographique, le suivi par la génétique étant impossible à cause d'un polymorphisme trop faible pour connaître l'empreinte génétique des individus (Blanc et al. 2012). Le suivi de l'ours brun (*Ursus arctos*) s'effectue via une combinaison de pièges photographiques qui apportent de l'information sur la reproduction et de l'identification individuelle, via l'approche génétique (Camarra 1992). Notons que certains individus réintroduits (lynx et ours) ont été équipés de collier GPS (Basille et al. 2008 ; Chapron et al. 2009). Ces colliers fournissent des informations sur l'utilisation de l'habitat par ces espèces et les relations proies-prédateurs. Le suivi du loup s'effectue, quant à lui, avec un large éventail de méthodes non invasives (suivi de traces, hurlements provoqués, observations visuelles, constat d'attaques) - mais là encore, seule la génétique permet d'étudier la dynamique de la population pour l'estimation des paramètres vitaux (Taberlet et al. 1999 ; Duchamp et al. 2012). A côté de ce suivi non-invasif, un programme « proies-prédateurs » a été mis en place dans le Mercantour. Il consiste à équiper des individus de collier GPS (jusqu'à ce jour trois femelles ont été capturées dont deux d'entre elles sont mortes) pour étudier l'impact de la prédation du loup sur la dynamique et le comportement des ongulés sauvages dans ce parc national. Il apporte d'autres informations, comme par exemple la taille d'un territoire (Worton 1989). En France, celle-ci varie entre 190 et 250 km<sup>2</sup> selon les saisons, et est plus réduite pour les femelles alphas, en été, lors de l'élevage des louveteaux en tanière (Duchamp et al. 2012).

## 2 LE SUIVI DU LOUP EN FRANCE : UNE APPROCHE PLURIDISCIPLINAIRE

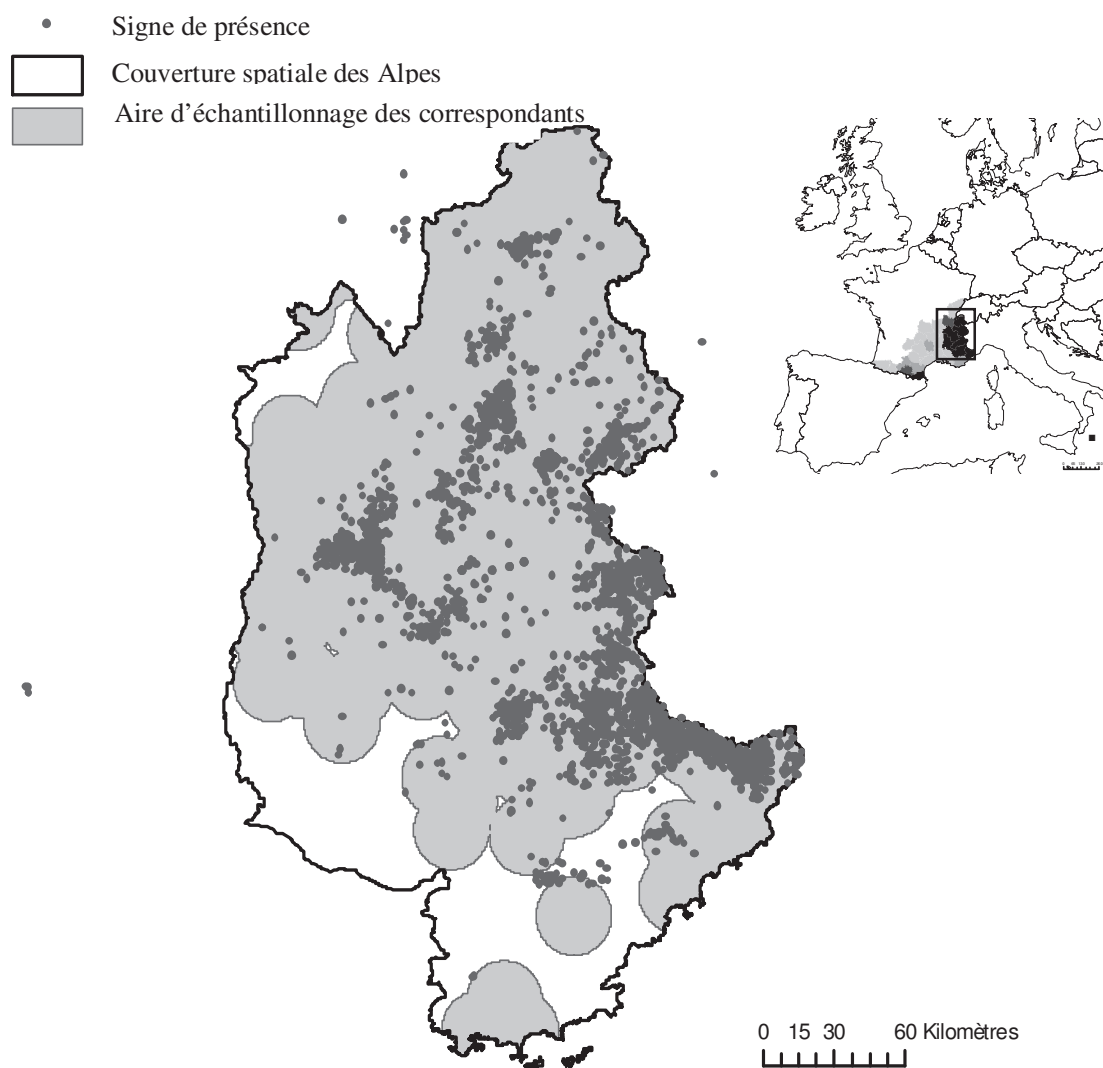
### 2.1 METHODE NON INVASIVE POUR LE SUIVI A DOUBLE ECHELLE SPATIALE

Le suivi du Loup en France, animé par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), s'effectue à l'aide d'un réseau d'environ 1200 correspondants formés à la reconnaissance des signes de présence de l'espèce. Celui-ci regroupe des agents de l'ONCFS,

de l'Office National des Forêts et des parcs naturels ainsi que des guides de montagne, des professionnels agricoles, des chasseurs et des naturalistes (Figure 6). Ces correspondants recueillent trois types d'indices de présence de l'espèce : les indices dits « sauvages » (empreintes, carcasses de proies sauvages, observations visuelles), les indices « domestiques » (attaques au cheptel) et les indices « génétiques » (fèces, urine, poils, tissus) (Tableau 4).

Un suivi, dit extensif, consiste à collecter les indices mentionnés. Il a lieu tout au long de l'année sur l'ensemble de l'aire de répartition connue de l'espèce et a pour objectif principal de suivre le front de colonisation et de détecter rapidement l'installation des nouvelles meutes. Il renseigne, au fil du temps, sur les tendances générales de la population et apporte aussi des connaissances sur sa structure génétique et ses patrons de dispersion (Duchamp et al. 2012).

A ce suivi extensif se superpose un second niveau de récolte de données qui s'effectue, de façon intensive, au sein de chaque ZPP. Ce suivi se déroule, en hiver, par pistage dans la neige. Quarante-huit heures après chaque tombée de neige, des agents parcourent des transects dans des ZPP de 12km de moyenne, le long desquels ils recherchent des traces d'individus pour déterminer la taille minimale du groupe (Figure 6). Cette taille minimale est ainsi estimée à 3.8 (95% [3.6-4]) (Duchamp et al. 2012). Le rassemblement de ces données, à l'échelle nationale, apporte un proxy de l'effectif total de la population au travers du nombre d'individus territoriaux hivernant (EMR) calibré contre les estimations CMR pour évaluer la tendance d'évolution des effectifs de la population. Le suivi intensif se déroule, également, en été du mois d'août au mois de septembre, afin de détecter, par hurlements provoqués, les épisodes de reproduction. Le choix des dates de ces sorties ponctuelles se fait au moment où le jappement des louveteaux, toujours à la tanière, se distingue de celui des adultes (Harrington & Mech 1982) et lorsque les louveteaux restent aux sites de rendez-vous avant de suivre les adultes à la chasse (Gazzola et al. 2002). L'effort d'échantillonnage pour ce protocole est quantifiable : il est de 12.9 points d'hurlements par sortie et par meute (en 2009, 411 points d'hurlements ont été déclenchés). 67% des meutes répondent aux hurlements provoqués au moins une fois au cours d'un été, parmi lesquelles 68% répondent avec leurs petits (Duchamp et al. 2012).



**Figure 6 :** Distribution des indices récoltés entre 1992 et 2009 et aire de prospection des correspondants du réseau dans les différents départements des Alpes françaises. L'aire de prospection d'un agent est estimée, en moyenne à 15.8 km, et est centrée sur sa résidence administrative. Une zone tampon dont le rayon est déterminé par la limite supérieure à 95% des zones d'activité de tous les correspondants apporte une estimation de l'aire d'échantillonnage totale (42073 km<sup>2</sup>). L'échantillonnage couvre plus de 80% de la surface des Alpes. D'après Duchamp et al. (2012).

**Tableau 4 :** Indices validés et contribution à la première détection d'une nouvelle zone colonisée par l'espèce en fonction du type d'indices récoltés par le suivi opportuniste et intensif, entre 1992 et 2009. La dernière colonne représente la contribution de chaque indice à détecter l'occurrence de l'espèce, relativement au nombre total d'indices validés (14849). D'après Duchamp et al. (2012).

		% d'indice validé	Contribution à la première détection d'une nouvelle zone de colonisation (%)	% d'occurrence sur les nombre total d'indices validés
Sauvage	Suivis de traces	70.9	8.9	16.2
	Observation s visuelles	62	26.4	10.1
	Carcasses de proies sauvages	51.5	7.6	7.3
	Hurlements	61.1	0.5	1.9
Génétique	Fécès, urine, sang	37.4	5.6	16.5
	Poils	6.1	0.2	0.1
	Mort	56.6	1.7	0.3
Domestique	Attaques sur cheptel	73.3	49.1	47.3

L'étude démographique *in situ* de cette population et l'évaluation de son statut de conservation requièrent la connaissance de son effectif ou de son taux de croissance, au cours du temps et sur l'ensemble de son aire de répartition. Pour cela, un suivi individuel, au cours du temps, tenant compte de la détection non-exhaustive des individus, est nécessaire. Les analyses génétiques des échantillons biologiques récoltés permettent d'obtenir ce suivi temporel des individus (Taberlet & Luikart 1999) et les modèles de CMR permettent de tenir compte de ce problème de détectabilité partielle (Lebreton et al. 1992).

## 2.2 SUIVI MOLECULAIRE

L'utilisation de l'outil moléculaire permet de caractériser les signatures génétiques individuelles à partir des indices génétiques récoltés au cours du suivi intensif et extensif (Taberlet & Luikart 1999). Une fois récoltés, les échantillons sont envoyés au Laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble qui réalise l'amplification de l'ADN par PCR en deux étapes :

- 1) la détermination de l'espèce et de sa lignée à l'aide d'ADN mitochondrial



2) l'identification des individus à l'aide d'ADN nucléaire (Taberlet & Luikart 1999). La première étape est fondamentale pour distinguer le loup du chien, les microsatellites nucléaires utilisés pour le typage individuel étant tous issus du génome du chien (Valière 2002).

Cette seconde étape fait appel à une approche multitube qui consiste à extraire et amplifier 7 microsatellites de l'ADN nucléaire, ainsi qu'un marqueur du chromosome Y (s'il est extrait, c'est un mâle, à défaut c'est une femelle) et de répliquer l'opération 8 fois (Miquel 2006). Il s'agit du meilleur compromis possible entre un nombre de microsatellites suffisamment élevé pour avoir assez de polymorphisme et donc de bien distinguer les individus, et d'un nombre de microsatellites limité pour éviter les erreurs au moment de l'amplification (Valière 2002). Il est important ici de souligner que la détermination du sexe des individus est réussie dans 85% des cas. Le fragment d'ADN du marqueur sexuel est beaucoup plus long (430 nucléotides) que ceux des microsatellites (92 à 295 nucléotides). La longueur du fragment augmente les risques d'erreurs de lecture lors du séquençage, ainsi que les risques de dégradation de l'ADN (Lucchini et al. 2002). L'utilisation de l'information relative au sexe des individus, lorsque celui-ci est connu, n'a cependant pas été sélectionnée par le meilleur modèle dans les analyses CMR.

Lorsque l'ADN est présent, en très faible quantité, des pertes d'allèles de certains loci microsatellites, de même que la création de faux allèles peuvent survenir lors de l'amplification de l'ADN extrait (Yoshizaki, 2007). Afin d'éviter ces erreurs, deux indices, calculés lors du génotypage, nous renseignent sur la fiabilité de l'identification :

- l'indice qualité (IQ) : il s'agit de la proportion d'occurrence du même génotype sur chacun des 8 répliqués. Quand cette proportion est inférieure à 0.4, l'échantillon n'est pas pris en compte dans la suite des analyses. Pour les autres échantillons, l'identification est considérée certaine lorsque la répétabilité est de 100% ;
- l'indice de distinction : lors du séquençage des échantillons, les nouveaux génotypes, apparaissant comme très proches, sont considérés comme identiques. Un génotypage de faible qualité risque, en effet, de fournir un génotype erroné légèrement différent du génotype réel et porte alors la mention « Probable ». A l'inverse, lorsqu'un génotype est identique sur les 8 répliqués à un génotype déjà observé, l'identification est considérée certaine. (Miquel et al. 2006).

A l'issue de cette étape d'identification génétique, les données obtenues se présentent alors comme des données de CMR standards, une matrice binaire où chaque ligne correspond

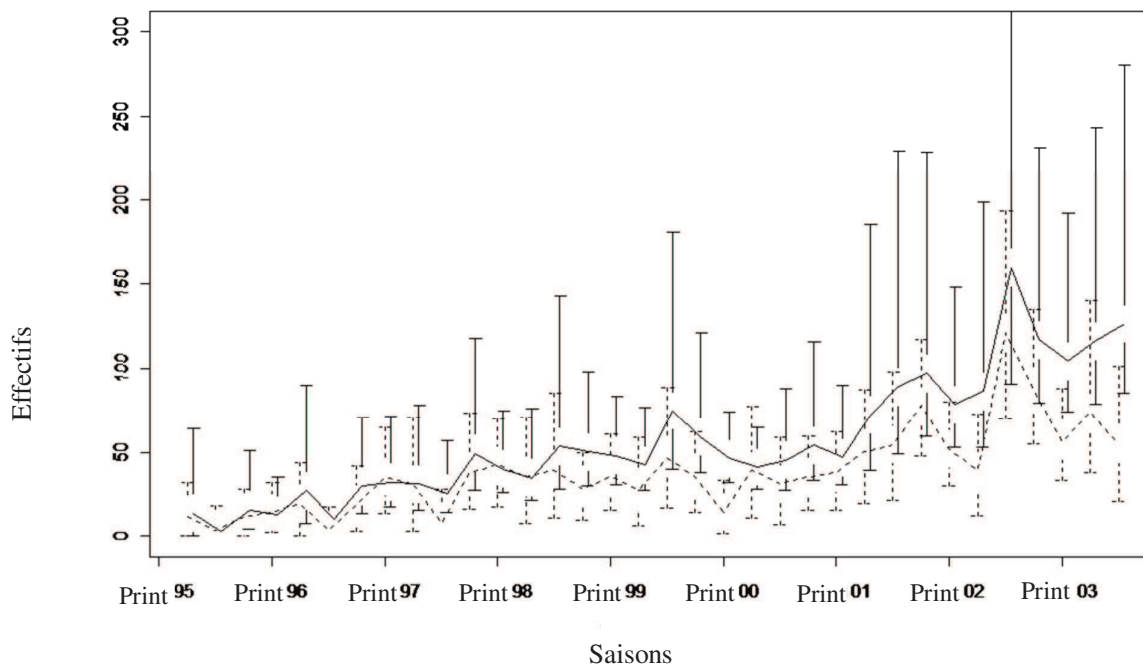
à l'histoire de capture d'un individu au cours du temps, avec « 0 » pour « individu non détecté à une occasion » et « 1 » pour « individu détecté à une occasion », mais sans marquage physique des individus. Ainsi, dans l'analyse que nous avons effectuée, le jeu de données comprend 160 histoires individuelles composées de 35 occasions de capture (35 saisons entre avril 1995 et décembre 2003). Sur 8 années d'études, de 1995 à 2003, 60% des individus ont été détectés une fois seulement. A l'opposé, certains individus ont été détectés plus de 45 fois au cours du suivi (Article 1 ; Cubaynes et al 2010).

### 2.3 MODELISATION PAR CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE

Pour obtenir des indicateurs du statut de l'espèce tels que le taux de croissance, nous devons tenir compte non seulement du fait que tous les individus ne sont pas détectés, mais aussi que certains individus meurent au cours du temps. Les modèles les plus simples de CMR considèrent une population close dans laquelle aucune naissance, mort ou migration n'a lieu pendant la durée de l'étude. Ces approches permettent de corriger les effectifs observés par la probabilité de recapture pour estimer des abondances (Williams et al. 2002). Cette hypothèse, dite de fermeture, n'est pas respectée dans beaucoup d'études dont la nôtre. Il est donc nécessaire de considérer un modèle en population ouverte (MacDonald & Amstrup 2001) afin de prendre en compte la survie des individus. Le modèle, le plus couramment utilisé dans ce contexte, est le modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS ; Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965, Lebreton et al. 1992). Dans ce dernier, tous les individus sont considérés identiques et ont la même probabilité de détection et de survie. Or, sur les données loups, une étude a montré une forte hétérogénéité dans la probabilité de détection des individus, certains d'entre eux étant plus « capturables » que d'autres (Cubaynes et al. 2010).

L'hétérogénéité individuelle de détection (HID) est très répandue dans les études *in situ* des populations animales (Karanth & Nichols 1998 ; Kohn et al. 1999 ; Trolle & Kéry 2003 ; Boulanger et al. 2008). De manière générale, il a été montré qu'ignorer cette hétérogénéité peut engendrer des biais importants sur l'estimation de la survie (Carothers 1979 ; Link 2003 ; Devineau et al. 2006). Elle entraîne, généralement, un biais négatif (Nichols & Pollock 1983 ; Hwang & Chao 1995). Ce dernier est d'autant plus fort que la moyenne des probabilités de capture dans les différentes classes de détectabilité est faible et que l'écart entre ces probabilités est forte (Carothers 1973 ; Pledger et al. 2003). Généralement, ce biais reste relativement faible comparé à celui obtenu sur les estimations

d'effectifs. En effet, comme la probabilité de recapture apparaît au dénominateur de l'estimateur des effectifs, un biais d'estimation des détections se traduit par un biais très important sur les effectifs. Dans le cas du loup, l'étude de Cubaynes et al. (2010) a montré une sous-estimation des effectifs de l'ordre de 27% si l'hétérogénéité de détection n'est pas prise en compte (figure 7). Ainsi, le point de départ de mon travail a été de proposer un indicateur de tendance des populations qui serait plus robuste que les effectifs à l'hétérogénéité de détection. Je présente ainsi l'application d'une approche permettant d'estimer le taux de croissance de la population de loups en tenant compte de l'hétérogénéité de détection. Je propose de hiérarchiser les effets biologiques et environnementaux affectant les paramètres démographiques (Article 1). Enfin, je montre l'absence de biais sur le taux de croissance lorsque l'HID est ignorée dans les modèles, et ce quelle que soit l'intensité de l'HID (écart entre les probabilités de capture de classes d'individus). Avant de passer à la modélisation des données de CMR à proprement parler, je m'attarde sur les différentes raisons qui peuvent mener à la présence d'hétérogénéité dans le processus de détection.



**Figure 7** : Effectifs estimés (en ordonné) de la population de loups dans les Alpes françaises en fonction des saisons, de 1995 à 2003 (en abscisse par exemple Print95 représente le printemps d’avril à juin 1995) (d’après Cubaynes et al. 2010). La courbe en trait plein montre les résultats obtenus avec le meilleur modèle incluant un effet de l’HID sur les probabilités de survie et un effet additif de l’HID et du semestre sur la probabilité de détection. La courbe en pointillés montre les estimations obtenues du modèle équivalent au meilleur modèle mais qui ne tient pas compte de l’HID. Les barres d’erreurs correspondent aux intervalles de confiance à 95%. Voir Figure 1 de l’Annexe B pour la mise à jour des effectifs jusqu’à 2007, obtenue selon la même approche.

### 3. HETEROGENEITE INDIVIDUELLE DE DETECTION (ARTICLE 1)

---

Il existe plusieurs formes d’hétérogénéité de détection. Dans le cas de méthodes non invasives basées sur l’utilisation de pièges fixes (Karanth 1998), les individus qui ont déjà expérimenté le piège peuvent être attirés par exemple dans le cas d’utilisation d’appâts (Boulanger et al. 2008) ou, au contraire, être effrayés par leur présence (Harris & Knowlton 2001) pour le cas de pièges sensoriels ou pour une réponse aux flashes d’appareils (Schipper 2007). Ces réponses comportementales d’individus face aux dispositifs de capture peuvent conduire à une probabilité de recapture différente selon que l’individu a été précédemment détecté ou pas (effet du piégeage ou « trap-dependance » ; Pradel 1993). Dans cette situation, on sait prendre en compte cette forme d’hétérogénéité dans les modèles, via la

différentiation de deux probabilités de recapture en fonction de l'histoire passée de l'individu. Une autre forme d'hétérogénéité résulte de l'émigration temporaire d'individus qui quittent, provisoirement, la zone d'étude et ont, alors, une probabilité de détection nulle (Pradel et al. 2005). Là aussi, une méthode existe pour corriger les estimations des paramètres démographiques, pour cette hétérogénéité de détection (e.g., Schaub et al. 2004).

Je passe, plus loin, en revue les différentes sources d'hétérogénéité de détection susceptibles d'être présentes dans l'analyse des données génétiques issues du suivi loup.

### 3.1 BIAIS DE COLLECTE LIÉ À L'EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE

Bien que le suivi du loup soit spatialement organisé sur l'ensemble des zones connues de présence de l'espèce, l'effort d'échantillonnage du réseau est difficile à quantifier et à homogénéiser dans l'espace (Duchamp et al. 2012). Une analyse exploratoire de la répartition des indices observés et des observateurs a montré une hétérogénéité de l'effort d'observation des indices (Calenge 2009). De plus, des analyses préliminaires réalisées uniquement sur les données génétiques ont montré une forte disparité dans le nombre de détections des individus, selon la localisation de l'échantillonnage (intra ZPP vs. hors ZPP). Par exemple en 2003, 88 % des individus ont été détectés dans les 27 ZPP et 12% du reste des individus ont été détectés hors de ces zones, par suivi opportuniste (Cubaynes 2008). Cette variabilité dans l'effort d'échantillonnage reflète la distribution géographique de l'espèce. Elle est donc sans doute plus la conséquence d'une composante biologique que méthodologique. En effet, l'échantillonnage est plus intense au sein des territoires que sur le front de colonisation où la densité de loups en dispersion est bien plus faible qu'au sein des meutes. Afin de savoir si l'hétérogénéité individuelle de détection est générée par ce suivi à double échelle et par une pression contrastée d'échantillonnage, cette même étude a testé l'effet de la localisation des génotypes détectés selon qu'ils se trouvent dans une zone de présence, permanente ou non. Pour cela, un modèle représentant la probabilité de détection, en fonction d'une covariable individuelle qui traduisait l'appartenance ou non d'un individu à une ZPP, a été ajusté aux données génétiques (Lebreton et al. 1992). Cette étude n'a révélé aucun effet de la zone de collecte de l'échantillon sur la probabilité de détection (Cubaynes 2008). L'hypothèse d'une origine principalement liée au protocole de suivi semble donc pouvoir être écartée.

### 3.2 ERREURS DE GENOTYPAGE

Les pertes d'allèles et les faux allèles peuvent constituer des sources potentiellement importantes de biais, lors de l'estimation des paramètres démographiques par CMR. Quand un allèle n'est pas amplifié correctement, il peut en résulter qu'un animal, normalement hétérozygote à ce locus, apparaisse comme homozygote et soit confondu avec un autre individu. De telles erreurs peuvent conduire à sous-estimer la taille de la population (Wright et al. 2009). Inversement, les erreurs provenant de contamination ou de faux allèles (Knapp et al. 2009) peuvent conduire à la création factuelle d'individus fantômes. Par exemple, Creel et al. (2003) ont montré un fort taux d'erreur de génotypage dans l'analyse de fèces de loups, dans le parc du Yellowstone. L'identification d'un nombre élevé de « faux individus » a abouti à une estimation de l'abondance 5.5 fois supérieure à la taille réelle de la population. Dans l'étude du loup, des indices de « qualité » (IQ) et « de distinction » (mention Probable) (voir la section 2.2 de ce chapitre) des échantillons récoltés apportent un premier filtrage des erreurs de génotypage (Miquel et al. 2006). Une analyse exploratoire des données a montré une corrélation positive entre la valeur de l'indice de qualité et le nombre de détections ainsi qu'entre la proportion d'individus portant la mention Probable et le nombre de détections (Cubaynes 2008). Le IQ moyen par individu, détecté une seule fois, est plus faible et plus variable que celui des individus détectés plusieurs fois. De même, les individus qui auraient pu être confondus avec d'autres individus, omis du jeu de données (mention Probable), ont été détectés à un grand nombre d'occasions, ce qui laisserait suspecter des erreurs d'identification. Ainsi, l'hétérogénéité individuelle de détection pourrait éventuellement être d'origine génétique.

### 3.3 BIOLOGIE ET COMPORTEMENT

L'hétérogénéité dans la détection des individus pourrait s'expliquer par la structure sociale complexe de cette espèce et, en particulier, par le comportement de dominance des individus alphas, plus susceptibles de marquer leur territoire (urine ou défécation) à des endroits stratégiques (Barja 2009) et donc d'être détectés. Les dominants sont les individus qui prennent le plus part à la chasse et à la défense du territoire, événements au cours desquels ces individus sont plus susceptibles d'emprunter les sentiers prospectés lors du suivi intensif. Il

est, bien sur difficile de détecter au cours d'un été les louveteaux de l'année, ceux ci restant à la tanière et ne participant pas à la chasse avant l'année qui suit (Mech & Boitani 2003). Il est également difficile de détecter, plusieurs fois, les disperseurs, ceux-ci parcourant de longues distances, souvent hors des zones d'échantillonnage. Il semble ainsi que cette hétérogénéité de détection liée au comportement de l'espèce puisse être présente. Comment prendre en compte cet éventuel problème ?

#### 4. COMMENT REMEDIER AU PROBLEME D'HETEROGENEITE INDIVIDUELLE (ARTICLE 1)

---

Afin de d'évaluer le statut de conservation de l'espèce, il est indispensable d'obtenir des indicateurs démographiques et/ou de gestion précis et sans biais et ce, indépendamment, de la présence ou non d'HID. Pour cela il existe plusieurs solutions :

- la première est de supprimer l'HID, ce qui demande d'en connaître la ou les causes et qu'une fois connue, elle puisse être supprimée, afin ne plus avoir de biais ;
- la seconde est d'inclure cette HID dans des modèles de CMR qui ne nécessitent pas d'en connaître l'origine et ainsi de corriger le biais, s'il existe, sur les éventuels indicateurs retenus.

##### 4.1 SI L'HETEROGENEITE EST D'ORIGINE CONNUE

Si la source d'hétérogénéité est connue, elle peut éventuellement être éliminée. Par exemple, les auteurs d'une étude sur le suivi du loup en Italie (Marucco et al. 2009) sont parvenus à supprimer l'hétérogénéité de détection par un suivi intensif effectué sur une petite aire d'étude (4000km<sup>2</sup>) et par élimination de 45% des génotypes susceptibles de montrer des erreurs d'identification. Le test pour détecter une éventuelle hétérogénéité de détection (voir début de section 3) n'était pas significatif. Ceci laisserait penser que soit l'effort d'échantillonnage et l'élimination des génotypes suspects étaient suffisants pour rendre l'HID négligeable (Marucco et al. 2009), soit les tests n'étaient pas assez puissants pour la détecter (Annexe A), soit du fait que l'étude a estimé l'âge des individus sur la base du fait qu'il soit

faiblement recapturé ou nouvellement détectés. Dans ce dernier cas, l'IDH se retrouverait dissimulée dans la survie de cette classe d'âge jeune.

Dans le cas du loup en France, nous avons écarté l'origine de l'échantillonnage et des erreurs génétiques, comme sources potentielles d'HID. Nous supposons, dans notre cas, que l'HID est liée à la biologie de l'espèce : elle ne peut donc pas être évitée mais seulement prise en compte. Nous avons, pour cela, tenté de déterminer les individus alpha, à partir de tests d'apparentement sous le logiciel CERVUS (Marshall et al. 1998) pour, ensuite, inclure cette information dans nos analyses. Cette information n'a cependant pas pu être obtenue, car les microsatellites choisis pour le typage individuel des loups ne sont pas suffisamment polymorphes et en nombre insuffisant pour permettre d'apparenter les individus échantillonnés.

Si les individus alphas pouvaient, au moins, être distingués du reste des individus dans le jeu de données, nous pourrions éventuellement intégrer aux modèles de CMR cette information comme une covariable individuelle fixe au cours du temps (Pollock 2002). En effet, de nombreuses études de population de loups ont montré que le statut d'alpha change très rarement parmi les individus d'une meute (Mech & Boitani 2003). Si, en plus de cette information, nous pouvions distinguer les individus disperseurs des individus juvéniles ou des subordonnés, nous pourrions alors inclure la structure sociale du loup dans un modèle CMR dit « multi-états » (Lebreton et al. 2009). Ces modèles multi-états permettent de considérer, en plus des données classiques de CMR du type vu / pas vu, une information à caractère discret lors de la détection des individus. De nombreuses études en écologie utilisent ces modèles multi-états comme outil pour la compréhension des compromis évolutifs entre traits démographiques (par exemple un coût de la reproduction sur la survie ; e.g., Buoro et al. 2010) ou pour suivre des mouvements d'individus entre plusieurs sites (e.g., Hestbeck et al. 1991). Les états peuvent être physiologiques (état sanitaire ou maturité sexuelle par exemple), morphologique (la taille ou le poids par exemple) ou bien l'âge des individus (e.g., Mihoub et al. 2010). Les modèles multi-états permettent d'estimer les probabilités de détection des individus appartenant à chaque état ainsi que la survie, possiblement état dépendant, et en plus les probabilités de transition d'un état à l'autre. En bref, si nous disposions de l'information sur le statut social des loups en France, nous pourrions ajuster, aux données, un modèle de CMR avec ce statut comme état, et ainsi déterminer des transitions d'un statut social à l'autre. Un tel modèle permettrait, entre autre, d'estimer le taux de dispersion des individus dont la



connaissance serait bénéfique pour la gestion de la population de loups en phase de colonisation.

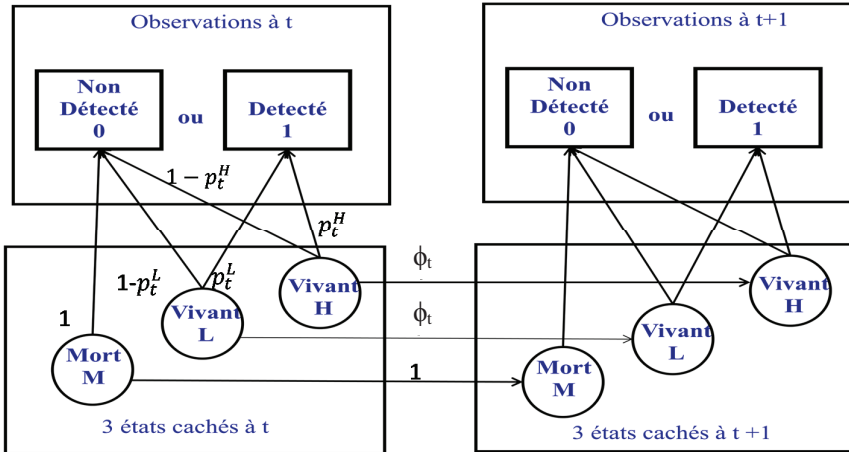
#### 4.2 SI L'HETEROGENEITE EST D'ORIGINE INCONNUE

Il est assez courant, dans l'étude des populations naturelles, que les caractéristiques individuelles, mesurées à partir d'une capture non invasive ou même d'une capture physique, ne puissent permettre d'identifier l'état d'un individu. Ce problème se pose, tout particulièrement, lorsque l'on a recours aux méthodes non-invasives par piégeage photographique ou bien par suivi génétique. Dans le cas du loup, la réflexion menée à la section 3 nous conduit à considérer que les individus se répartiraient selon deux classes de détection, les hautement détectables appartenant, en majorité, au statut social d'alphas et les individus, faiblement détectables, qui seraient plus souvent associés aux juvéniles, subordonnés et disperseurs. Toutefois, lorsqu'un échantillon est collecté, rien ne permet de savoir s'il appartient à l'une ou l'autre de ces catégories d'individus. C'est la modélisation qui va nous permettre a) de savoir s'il y a bien une hétérogénéité de détection comme nous le soupçonnons et, le cas échéant, b) de prendre en compte cette hétérogénéité dans l'estimation du taux de croissance. Concernant la modélisation, j'ai eu recours aux modèles CMR, dits de mélange, qui intègrent l'hétérogénéité individuelle liée à la présence de plusieurs classes d'individus (Encadré 2 ; Pledger et al. 2003 ; Pradel et al 2009). Ces modèles ont été largement appliqués en écologie des populations et en écologie évolutive (Dorazio and Royle, 2003; Péron et al. 2010; Pradel et al. 2010 ; Cubaynes et al. 2010 ; Article 1 ; Chevalier et al. 2012). Tout comme les modèles multi-états, les modèles de mélange sont formulés comme un processus de Markov à structure cachée qui relie deux séries de variables aléatoires : une variable d'observation représentant le processus de détection et une variable d'état représentant les mécanismes démographiques (Encadré 2, Gimenez et al. 2012). Les réalisations futures de ces deux variables sont conditionnelles à celles de l'état et de l'observation présents mais indépendantes de leurs réalisations passées (Lebreton et al. 2009). Les modèles de mélange diffèrent des modèles multi-états par le fait que la variable d'observation peut être reliée à plusieurs états possibles (Encadré 2). Une variable, dite latente, permet d'assigner chaque individu à l'une des classes de mélange et ce, en fonction de la fréquence de détection de leur histoire de capture (Pradel 2009).

Il est à noter qu'il n'existe pas encore de test formel d'ajustement du modèle avec hétérogénéité dans la détection aux données de CMR (Pradel 2003). Cependant, une approche proposée par Péron et al. (2010) permet de tester l'ajustement de ces modèles. Les auteurs ont remarqué que lorsque certains tests associés au modèle avec homogénéité sont significatifs, cela sous-tend, généralement, la présence d'hétérogénéité individuelle de détection (Péron et al. 2010). Il s'agit tout particulièrement de deux tests: le premier teste l'hypothèse nulle que les individus vivants ont tous la même probabilité d'être détectés à une occasion  $x$ , indépendamment du fait qu'ils soient capturés ou non. Le second teste l'hypothèse selon laquelle les individus, capturés à une occasion, ont tous la même probabilité d'être capturés à nouveau plus tard, indépendamment de leur histoire de capture passée (voir Pradel et al. 2005 pour une revue sur les tests d'ajustement pour les modèles CMR). Une étude récente de Fletcher et al. (2011), à laquelle j'ai participé, a estimé la puissance de cette approche (autrement dit, la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle que le modèle de mélange est bien ajusté aux données quand celle-ci est fausse) à détecter un effet d'hétérogénéité de détection (Annexe A). La puissance a été calculée à partir de jeux de données de CMR simulés sous différents scénarios d'hétérogénéité de détection. Dans le cas d'hétérogénéité individuelle liée à deux groupes d'individus aux probabilités de détection différentes, les simulations ont montré une faible puissance pour de faibles écarts et de faibles valeurs de probabilité de détection entre les deux classes (Annexe A). Nous avons montré sur des données simulées mimant les caractéristiques du jeu de données loups que cette approche avait la puissance suffisante pour détecter une hétérogénéité de détection (Annexe A).

**Encadré 2 : estimation du taux de croissance via un modèle CMR à deux classes de mélange**

Considérons un modèle de mélange à deux classes de détection qui distribue les individus dans 3 états : H « pour vivant dans la classe hautement détectable », L « pour vivant dans la classe faiblement détectable » et M pour « mort ». Ces états évoluent selon une chaîne de Markov à structure cachée que l'on peut représenter graphiquement :



Par exemple, considérons une durée d'étude de 4 ans et un individu détecté aux deux premières occasions et à la dernière dont l'histoire de capture se définit comme '1101'. La probabilité de l'histoire de capture de cet individu peut s'écrire comme

$$P(1101) = \pi \cdot \phi_1 \cdot p_2^L \cdot \phi_2 (1 - p_3^L) \cdot \phi_3 p_4^L + (1 - \pi) \cdot \phi_1 \cdot p_2^H \cdot \phi_2 (1 - p_3^H) \cdot \phi_3 p_4^H$$

où  $\pi$  est la proportion d'individus dans la classe L et  $p_2^L$  la probabilité de détection dans cette même classe à la deuxième occasion et  $\phi$  la probabilité de survie. Il s'agit de la probabilité que cet individu soit dans la classe légèrement détectable, qu'il survive et qu'il soit détecté aux deux 1<sup>ères</sup> occasions, qu'il survive mais qu'il ne soit pas détecté à la 3<sup>ème</sup>, qu'il survive et qu'il soit détecté à la dernière occasion, soit qu'il appartienne à la classe H et qu'il ait la même histoire.

Le modèle de Pradel (1996) a été conçu pour calculer le taux de croissance observé et non asymptotique, comme dans une matrice de Leslie (Caswell 2001). L'idée consiste à inverser l'ordre temporel des histoires de capture (la dernière occasion devient la première) et à y ajuster les modèles classiques de CMR, voire les modèles de mélange. Ce n'est alors plus la probabilité de survie qui est estimée à la sortie du modèle mais la séniorité  $\gamma$ , i.e. la probabilité qu'un individu vivant était déjà vivant à l'occasion qui précède. Il s'agit de la probabilité qu'un individu vivant n'ait pas été recruté entre deux occasions, donc le complémentaire du taux recrutement. Prenons le même individu décrit précédemment. Son histoire inversée est '1011' dont la probabilité s'écrit :

$$P(1011) = v \cdot \gamma_4 \cdot p_3^L \cdot \gamma_3 (1 - p_2^L) \cdot \gamma_2 \cdot p_1^L + (1 - v) \cdot \gamma_4 \cdot p_3^H \cdot \gamma_3 (1 - p_2^H) \cdot \gamma_2 \cdot p_1^H$$

où  $v$  est la proportion d'individus dans la classe L. La somme qui apparaît dans la probabilité de l'histoire de capture inversée se traduit par la chance que l'individu soit associé à la classe de détection L ou H, sachant que l'individu a été détecté à la dernière occasion. Cette histoire montre la probabilité qu'il était déjà présent à la 3<sup>ème</sup> occasion  $\gamma_4$ , qu'il a ensuite été détecté à l'occasion 3, qu'il était déjà vivant à la 2<sup>ème</sup> occasion au cours de laquelle il n'a pas été détecté et, enfin, la probabilité qu'il était déjà présent et détecté à la première.

Le nombre total de survivants entre t et t+1 dans toute la population d'effectifs  $N_t$  se formule comme  $N_t \phi_t$  et équivaut au nombre d'individus qui n'ont pas été recrutés à cette même période, soit  $N_{t+1} \gamma_{t+1}$ . Le taux de croissance s'obtient alors comme :  $\lambda_t = N_{t+1} / N_t = \phi_t / \gamma_{t+1}$ .

## 5. ESTIMATION DU TAUX DE CROISSANCE ET HETEROGENEITE INDIVIDUELLE DE DETECTION

En vue d'obtenir un indicateur du statut de l'espèce en France, nous nous sommes attachés à estimer le taux de croissance de la population de loups dans les Alpes françaises. Je me suis concentrée sur la période 1995-2003. L'indicateur taux de croissance permet de comparer des tendances entre différentes populations, leur sensibilité à différents facteurs de perturbation environnementaux ou anthropiques et ce, indépendamment de l'espèce (Sibly & Hone 2002). Il peut se calculer de différentes manières. La méthode la plus directe consiste à calculer le ratio de deux effectifs estimés au cours de deux années successives (eux-mêmes estimés par des méthodes de comptage du type échantillonnage par la distance [Buckland et al. 2001]). Une autre approche, entièrement analytique, consiste à utiliser une matrice de projection, construite à partir des probabilités de survie et de fécondité associées à différentes classes d'âge (matrices de Leslie ; Caswell 2001 ; voir aussi Chapitre 3). Le taux de croissance déduit, appelé taux de croissance asymptotique, s'obtient sous l'hypothèse de régime asymptotique sous laquelle la distribution des individus dans les différentes classes d'âge (ou sociales, voir Chapitre 3) ne varie pas au cours du temps. Le taux de croissance asymptotique permet, en outre, de savoir si une population soumise à différents mécanismes de régulation peut se maintenir à long terme ou, au contraire, risque l'extinction (Caswell 2001). Enfin, il existe une troisième approche qui se situe quelque part entre les deux autres, puisqu'elle estime le taux de croissance de manière directe et empirique, et qu'elle apporte des informations sur les mécanismes qui la régissent (Pradel & Henry 2007). Cette approche consiste à utiliser les modèles de CMR pour quantifier le taux de croissance des populations (Pradel 1996). Cette méthode a été appliquée à de nombreuses études sur des populations d'oiseaux (Franklin et al. 2004), de mammifères (Clark et al. 2005), d'amphibiens (Lowe et al. 2008) de poissons et mollusques (Villemela et al. 2008). Elle consiste à modéliser les flux sortants de la population (mortalité, émigration) à travers l'estimation de probabilité de survie apparente, et les flux entrants via l'estimation du taux de recrutement (naissances, immigration) (Encadré 2). Dans cette dernière approche, le taux de croissance réalisé  $\lambda$  d'une population se définit, alors, comme le ratio du taux survie sur le complémentaire du taux de recrutement, appelé la séniorité (probabilité qu'un individu présent au temps  $t$  était déjà présent au temps  $t-1$ ). Il est possible, avec cette approche, non seulement de savoir si une

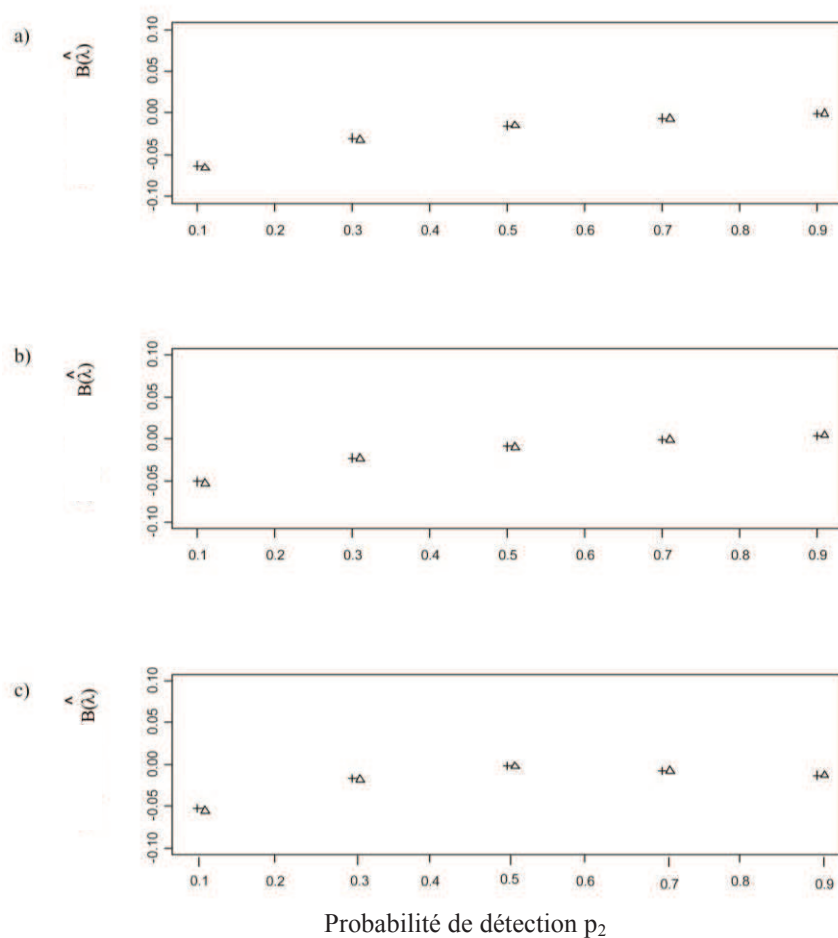
population croit ou décroît à un instant  $t$  mais, également, de connaître la contribution de la survie apparente et du recrutement sur la croissance (ou décroissance) (Pradel & Henry 2007). Je me suis appuyée sur une extension récente de cette dernière approche à la prise en compte de l'HID (Pradel et al. 2009). Cette méthode couple la modélisation du taux de croissance avec la notion de mélange abordée plus haut (Encadré 2, Pradel et al. 2009). Je l'ai appliquée aux données loups pour vérifier si l'estimation du taux de croissance (contrairement aux effectifs) était robuste à l'hétérogénéité de détection. Rappelons que nous avons choisi, dans le Chapitre 1, de baser les objectifs de gestion du loup sur le taux de croissance, taux apparaissant comme un bon indicateur démographique pour évaluer le statut de conservation de l'espèce. Il est donc essentiel que le taux de croissance de la population de loups en France soit correctement estimé et que ses propriétés soient validées sur un plan général. Dans cette analyse du taux de croissance réalisée de la population de loup, nous nous sommes d'abord demandé si l'effet d'hétérogénéité sur la probabilité de détection était toujours sélectionné, puis, si le taux de croissance montrait un biais quand l'HID était ignorée. Nous avons, ensuite, testé d'autres effets, dans la limite des informations que pouvaient m'apporter les données. Nous avons testé si le taux de croissance variait au cours des saisons ou des années (Article 1). Pour ce faire, nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (Burnham & Anderson, 2002). Ce critère cherche le meilleur compromis entre l'ajustement du modèle (capturé par la déviance qui correspond à  $-2 \cdot \log(\text{vraisemblance})$ ) et son degré de complexité (qui se reflète dans le nombre de paramètres du modèle). Lorsque peu d'individus sont détectés, l'AIC doit être corrigé pour des échantillons de petite taille (AICc, Burnham et Anderson 2002). Le modèle le plus pertinent est alors celui qui possède la valeur d'AICc la plus faible, une différence de 2 unités d'AICc étant nécessaire pour préférer, sans ambiguïté, un modèle à un autre.

Nous avons réalisé une analyse du taux de croissance et estimé un taux de croissance  $\lambda$ , obtenu du meilleur modèle sélectionné par l'AIC. Ce modèle a montré que la probabilité de capture dans chacune des deux classes de détections variait par saisons. Les probabilités de détection dans les deux classes étaient plus élevées, en hiver et au printemps, lorsque les meutes étaient plus mobiles, et plus basses, en été et en automne, lors du nourrissage des louveteaux à la tanière et aux périodes à laquelle la meute est moins cohésive (Harrington, Fritts & Mech 1983). Les différences saisonnières dans les probabilités de capture peuvent aussi s'expliquer par le fait que l'hiver la neige favorise la collecte des échantillons biologiques par le suivi des traces ainsi que la conservation de l'ADN maintenu naturellement

à faible température. Le modèle n'a, par contre, révélé aucun effet temporel sur le taux de croissance estimé de 1.271 (+/- 0.0835). Le modèle, équivalent de ce dernier mais ignorant l'HID, a montré un  $\lambda$  de 1.270 (+/- 0.0952).

Cette robustesse observée du taux de croissance, face à l'HID sur les données loups, a ensuite été validée en explorant le biais sur l'estimation de  $\lambda$  par des simulations de Monte-Carlo, le long d'un gradient d'hétérogénéité de détection. Ces simulations considéraient 2 modèles : un premier modèle avec des paramètres constants, un second qui ajoutait un effet de l'HID dans la probabilité de détection. Nous avons fixé une probabilité de survie à 0.85, et nous avons envisagé différents scénarios démographiques : des populations stables aux taux de croissance  $\lambda$  de 1, des populations croissantes avec  $\lambda = 1.05$  et des populations décroissantes avec  $\lambda = 0.95$ . L'hétérogénéité de détection était toujours considérée comme un mélange discret distinguant deux classes d'individus. La première représentait les individus à forte probabilité de détection que nous avons fixée à 0.9. La probabilité de détection dans la seconde classe variait le long d'un gradient d'hétérogénéité de 0.9 (simulant une population avec homogénéité de détection) à 0.1 (simulant une population avec un très fort écart de probabilité de capture dans les deux classes). Nous avons, ensuite, ajusté les deux modèles, décrits ci-dessus, aux données simulées et y avons estimé le taux de croissance réalisé par l'approche de Pradel (1996). Puis, nous avons calculé, pour chaque modèle, le biais relatif sur le  $\lambda$  (l'écart entre le taux de croissance estimé  $\hat{\lambda}$  et le  $\lambda$  de la population simulée sur le  $\lambda$  de la population simulée). Nous avons comparé, pour finir, le biais entre les modèles. Les résultats ont montré des biais négligeables sur le taux de croissance dans les deux modèles et ce, tout le long du gradient d'hétérogénéité. Il est ainsi démontré que cet indicateur est robuste à l'HID (Figure 8 et Article 1). Néanmoins, sous des modèles qui incluent des effets temporels sur la survie et le recrutement, un biais assez important a été observé dans le cas extrême du gradient d'hétérogénéité (voir aussi Hines et Nichols 2002). Hines & Nichols (2002) ont ajusté un modèle de CMR, temps dépendant, pour calculer les taux de croissances de populations simulées sur 10 ans, sous différents scénarios d'HID. Ils ont montré, que lorsque l'HID était ignorée dans le modèle de CMR, un biais du taux de croissance diminuait de 0.05 à -0.05 le long du gradient d'hétérogénéité. Nos simulations, ajustées avec le même modèle que Hines et Nichols, ont révélé la même tendance: l'amplitude du biais sur  $\lambda$  variait de 0.03 à -0.03 et augmentait avec l'intensité croissante de l'hétérogénéité de détection. Nous avons observé à l'extrémité du gradient d'hétérogénéité, un biais plus important sur l'estimation de la séniorité que sur celle de la survie.

Un article, récemment publié et auquel j'ai participé, montre, par ailleurs, que l'hétérogénéité de détection peut biaiser, assez fortement, le taux de croissance non pas réalisé mais asymptotique, dans l'hypothèse où la distribution des individus dans les différentes classes d'âges ne varie pas au cours du temps (Annexe A). Le taux de croissance asymptotique peut alors augmenter de 15 à 26 % lorsque l'hétérogénéité de détection est, à juste titre, prise en compte (Annexe A). Ce résultat souligne que pour des objectifs de conservation de petites populations, il est recommandé de baser des décisions sur le taux de croissance réalisé afin d'avoir une estimation non biaisée des tendances avenir de la population (Pradel & Henry 2007 ; Annexe A ; Article 1). Après 5 années d'étude comparative des deux indicateurs, le programme de conservation de la chouette tachetée (*Strix occidentalis*) aux Etats-Unis a, récemment, reconnu la supériorité du taux de croissance réalisé, par rapport au taux de croissance asymptotique, à remplir des objectifs de conservation de l'espèce. Ce programme base, désormais, ses stratégies de gestion sur cet indicateur (Courtney et al. 2004).



**Figure 8** : Biais relatif sur le taux de croissance dans le modèle hétérogène (triangles) et homogène (croix). Le modèle homogène suppose des probabilités de détection constantes entre les individus, alors que le modèle hétérogène suppose que les individus sont distribués dans deux classes de détectabilité  $p_1=0.9$  et  $p_2$  en abscisse. Les populations sont simulées avec différents taux de croissance  $\lambda$  traduisant la croissance (a), la stabilité (b) et la décroissance (c) des effectifs de la population, ceci le long d'un gradient de probabilité. Le biais relatif est calculé comme la différence entre la valeur estimée du taux de croissance et la vraie valeur du taux, le tout divisé par la vraie valeur du taux de croissance  $B(\hat{\lambda}) = \frac{E(\hat{\lambda}) - \lambda}{\lambda}$



## 6. CONCLUSION

---

Dans ce chapitre, je me suis intéressée à présenter le suivi de l'espèce et à montrer comment calculer les deux indicateurs démographiques que nous avons choisis pour répondre aux objectifs de la Directive Habitat pour la gestion du loup. Rappelons qu'il s'agissait du nombre de meutes et du taux de croissance (Chapitre 1). Le nombre de meutes est estimé empiriquement, chaque année, à partir de la récurrence des indices de présence spatialisés, assortis de la détection estivale par hurlement provoqué. L'estimation du nombre de meutes, en France, présente peu de risques de biais, vu l'importance de la couverture spatiale d'échantillonnage et la taille du réseau des correspondants. Quant au taux de croissance, nous avons montré qu'il existe différentes méthodes pour le calculer et que l'approche de CMR est la plus pertinente pour la gestion des petites populations difficiles à observer. Les études d'individus cryptiques et vivant à de faibles densités, sont souvent confrontées à un problème commun ; celui de l'hétérogénéité individuelle de détection. Celle-ci peut être liée aux erreurs de collectes, de mesures et d'analyses dans l'identification des individus par les méthodes non-invasives, ou tout simplement être associée à la biologie de l'espèce en question. L'HID peut provoquer des biais importants sur l'estimation des paramètres démographiques. Nous avons montré, dans ce chapitre, que l'estimation du taux de croissance réalisée est robuste à l'HID (Article 1). Ce résultat doit être interprété avec prudence car les simulations montrent que la robustesse de  $\lambda$  à l>IDH n'est pas généralisable sur l'ensemble du gradient d'hétérogénéité de détection, lorsque le taux de croissance varie au cours du temps. Les analyses CMR sur les données génétiques de 1995 à 2003 ont montré un taux de croissance constant de la population de loup et robuste à l'HID. Le meilleur modèle obtenu des analyses, réalisées sur les données mises à jour en 2007, n'ont toujours pas montré d'effet temporel sur le taux de croissance (Annexe B). Si de tels effets étaient sélectionnés, il faudrait alors être attentif aux risques encourus à baser des décisions sur le taux de croissance sans prendre en compte l'HID.

## CHAPITRE 3 : DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE LOUPS

---

L'objectif de ce chapitre est de construire des modèles (Article 2) décrivant la dynamique et la structure sociale du loup pour les utiliser dans l'étape de prise de décision (Article 3). L'organisation sociale du loup influence fortement sa dynamique ainsi que les décisions concernant la gestion et la conservation de l'espèce (Haber 1996 ; Rutledge et al. 2009). Il est donc important de prendre en compte la structure sociale du loup dans les modèles démographiques. Plusieurs modèles ont su décrire, de manière pertinente, la complexité sociale de cette espèce (Chapron et al 2003 ; Nilsson 2004 ; Bull et al 2009 ; Marrucco & McIntire 2010). Ces études utilisent des modèles, dits individus-centrés suivant, dans le temps et parfois même dans l'espace, les changements de statut social de chaque individu au cours de sa vie. J'ai choisi de ne pas utiliser de tels modèles dans ma thèse, et ce pour deux raisons. Premièrement, les données génétiques de la population française n'apportent pas d'informations suffisantes sur l'état et le devenir de chaque individu. Deuxièmement, la méthode d'optimisation que j'ai choisie, pour la partie prise de décision, est restreinte à une certaine dimension des variables des modèles (voir Chapitre 4). D'autres modèles démographiques, dits matriciels, ont également été construits pour représenter la dynamique des loups (Miller et al. 2002 ; Carroll et al. 2003). Toutefois, ces modèles regroupent des individus, selon leur appartenance à des classes d'âge et non selon leur statut social. Je propose donc, dans ce chapitre, de représenter le cycle de vie selon un premier modèle structuré en classes sociales et selon un autre, non pas individu-centré mais meute-centré.

Les modèles matriciels sont des outils pertinents pour décrire la dynamique et la structure des populations, en particulier, lorsque le cycle de vie d'une espèce peut se représenter de manière discrète, avec un événement de reproduction par an, et lorsqu'il peut se structurer en classes d'âge, de taille, de stade de développement, de sexe et même de statut social (Caswell 2001). Le cycle de vie permet un transfert des informations, du niveau biologique individuel (naissance, croissance, reproduction, mort) vers un niveau d'organisation populationnelle (Caswell 2001). Les modèles démographiques qui les décrivent permettent de relier les estimations des taux vitaux (survie, fécondité) qui capturent les flux d'individus à l'intérieur du cycle de vie aux projections qui prédisent le devenir des populations (Caswell 2001). La définition des classes relève d'un compromis entre un choix de classes suffisamment réalistes, du point de vue du cycle de vie et un choix de classes suffisamment simples pour que les paramètres de transition qui pilotent leur dynamique

puissent être estimés, une étape souvent difficile à accomplir pour des populations naturelles et / ou à effectifs faibles. Le but ultime de mon travail étant d'articuler la modélisation de la dynamique de la population de loups à une méthode de prise de décision, ma réflexion s'est également portée sur un choix de classes pour lesquelles il était important de cibler les actions (Articles 3 et 4).

---

## 1. BIOLOGIE ET CYCLE DE VIE DU LOUP

---

Une population de loups est composée de meutes et d'individus isolés temporairement (disperseurs) (Mech & Boitani 2003). Une représentation simple du cycle de vie de l'espèce consiste à décomposer la population en nombre d'individus vivant en meute et en nombre de disperseurs, puis à étudier les flux entre ces deux classes.

### 1.1 LA DISPERSION

La dispersion s'explique par un double mécanisme : la compétition sexuelle (Boyd et al. 1995) et la compétition alimentaire (Peterson & Page 1988). L'âge de dispersion qui, dans les cas extrêmes, peut varier de 5 mois (Fuller 1989) à 3 ans et demi (Gese 1991), est souvent corrélé à l'âge de maturité sexuelle (18 mois en moyenne) et à la disponibilité des ressources alimentaires (Messier 1985). Bien que cet âge à la dispersion varie fortement la plupart des individus non dominants quittent tôt ou tard leur meute natale. Ainsi, tout individu disperseur est, potentiellement, un futur dominant, s'il parvient à survivre, à trouver un partenaire sexuel et un territoire vacant. Plusieurs études suggèrent que la dispersion concerne, en moyenne, de 20% à 40% des jeunes individus et est souvent plus importante dans les populations en phase de colonisation (Boyd et al. 1995 ; Kojola et al. 2006), comme c'est le cas pour la population française (Fabbri et al. 2007 ; Duchamp et al. 2012). Gese et Mech (1991) ont également noté, que 68% des jeunes dispersent dans une population saturée du fait de la compétition pour les ressources trophiques. Dans de telles populations saturées, les chances pour un individu disperseur de fonder une nouvelle meute sont minimales par rapport à des populations en phase de colonisation dans lesquelles ce succès d'établissement peut concerner plus de 50% des individus recensés (Fritts & Mech 1981 ; Kojola et al. 2006).

## 1.2 LA MEUTE ET LA STRUCTURE SOCIALE

La meute, en tant qu'unité reproductrice, est la composante primaire du cycle de vie de l'espèce qui ne peut se réduire à une plus simple représentation. Pourquoi cette espèce vit-elle en meute ? Des biologistes se sont posés et se posent encore la question (Brown 1982 ; Thurber et Peterson 1993 ; Mech and Boitani 2003). Une explication, courante serait que la meute augmenterait l'efficacité de la chasse. C'est ainsi que certains scientifiques ont pu mettre en évidence une forte corrélation entre la taille des meutes et la taille des proies disponibles (Schmidt & Mech 1997). L'avantage qu'apporte la chasse cooperative est cependant fortement contrecarré par le fait d'avoir à partager, ensuite, les bénéfices de la proie. L'évolution de la socialité de l'espèce s'expliquerait alors plus par un effet de la sélection de parentèle (Wilson 2005) permettant aux jeunes de bénéficier de l'aide offerte par leurs parents au cours du partage de nourriture (Mech & Boitani 2003). Lorsqu'un loup isolé s'attaque à un grand ongulé, il ne consomme généralement pas l'ensemble de sa proie. Le surplus est alors consommé par les charognards (corvidés, vautours...). Rendre ce surplus disponible pour les jeunes permet aux individus qui chassent d'augmenter la valeur sélective d'individus apparentés et de disséminer les gènes qu'ils ont en commun (Dawkins 1976). Aujourd'hui, il existe un consensus sur le fait que la chasse en groupe est la conséquence, et non la cause, de l'évolution de l'espèce vers une vie sociale structurée en meute. Cette théorie de la sélection de parentèle s'appuie sur de nombreuses observations (Packer & Ruttman 1988 ; Thurber & Peterson 1993, Mech 1998). C'est pourquoi, dans cette thèse, nous avons jugé pertinent de représenter la dynamique de la population de loups selon sa structure sociale.

Nous avons représenté le cycle de vie de l'espèce selon quatre statuts sociaux. Les individus alphas, qui sont les dominants de la meute, sont aussi, sauf exception, les seuls individus à se reproduire. Ils ont des portées de 4 à 9 louveteaux en moyenne (Mech & Boitani 2003). Pour la population de loups présente aux 18<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècle de longue date en France, une étude statistique, portant sur 2271 portées capturées à la tanière, donne une moyenne de 5,13 louveteaux par portée (De Beaufort 1987). La naissance des petits a lieu entre fin mai, après 63 jours de gestation en moyenne. Les louvarts- des jeunes de la portée de l'année précédente - peuvent déjà disperser s'ils ont atteint la maturité sexuelle et achevé leur apprentissage de la chasse. Dorénavant nous appelons juveniles, les jeunes de la portée d'une année en cours ainsi que les louvarts d'un an et demi commençant leur maturité sexuelle. Les

subordonnés sont des individus sexuellement matures et déjà capables de chasser. Ces individus quittent la meute sous l'effet de la contrainte sociale afin d'augmenter leur chances de se reproduire malgré leur survie généralement plus faible. La dispersion se fait, plus fréquemment, vers février et mars pendant la période de rut (Mech & Boitani 2003). Nous définissons, enfin, les disperseurs comme des individus isolés de leur meute natale cherchant à établir une nouvelle meute.

### 1.3 SURVIE

Dans les populations nord-américaines, la probabilité de mortalité naturelle varie entre 0.15 (Fuller and Keith 1980) et 0.68 (Bjorge and Gunson, 1983) (voir aussi Tableau 1 de l'Article 2). La survie des juvéniles est assez variable : elle peut aller de 0.4 à 0.86 (Mech & Boitani 2003). Elle varie selon qu'elle inclut, ou non, la mortalité des louveteaux (Mech & Boitani 2003). Chaque année, dans les populations non régulées et en croissance démographique, en moyenne 60 % des juvéniles et 80% des adultes survivent chaque année (Pimlott et al. 1969 ; Fuller 1989 ; Miller 2002). Les loups qui dispersent montrent généralement une plus faible survie que les adultes (Messier 1985).

---

## 2. DESCRIPTION DES DEUX MODELES DEMOGRAPHIQUES

Les modèles biologiquement réalistes (i.e. fidèles au cycle de vie de l'espèce) utilisent des paramètres démographiques souvent difficiles à estimer à partir des données de suivi non invasif (Doak et al. 2005). Le développement de nos modèles démographiques s'est fait sous cette principale contrainte. Le cas échéant, nous avons calibré nos modèles avec des paramètres issus de populations nord-américaines. Nous avons choisi une probabilité de survie constante entre les statuts sociaux de nos modèles, que nous avons estimé des analyses de CMR réalisées dans le chapitre 2. Nous faisons également l'hypothèse simplificatrice que les populations suivent une croissance exponentielle. Ces hypothèses sont discutées dans la dernière partie de ce chapitre.

## 2.1 MODELE 1 : MODELE MATRICIEL A QUATRE STATUTS SOCIAUX (ARTICLE 2)

Dans un premier modèle (modèle 1), nous avons considéré un modèle matriciel structuré en 4 statuts d'individus : les juvéniles, les subordonnés, les alphas et les disperseurs. Nous n'avons pas représenté de classes pour les louveteaux, ceux-ci faisant partie de la classe juvénile au moment du premier recensement en hiver. Nous avons envisagé plusieurs transitions possibles d'une année à l'autre. Les juvéniles qui survivent peuvent devenir subordonnés ou disperseurs. Les subordonnés, qui survivent, deviennent disperseurs et n'atteignent jamais le statut de dominant dans leur meute natale. Les disperseurs qui survivent rencontrent un partenaire et établissent de nouvelles meutes avec une certaine probabilité. En cas contraire, ils émigrent en sortant de l'aire d'étude de la population. L'émigration des disperseurs a permis, implicitement, de tenir compte d'une survie plus faible pour les disperseurs que pour les membres de la meute. Les alphas sont les seuls individus à se reproduire. Ce modèle est paramétré selon quatre quantités : la probabilité de survie des individus  $\phi$ , la probabilité de disperser  $p_{di}$ , la probabilité d'établir une nouvelle meute  $p_{es}$  et le taux de fécondité  $f$  que nous avons défini comme le nombre de petits par individu alpha. La dynamique de la population peut alors être représentée selon l'équation  $N_{t+1} = A N_t$  où  $N_t$  et  $N_{t+1}$  sont, respectivement, des vecteurs d'abondance dans chaque statut au temps  $t$  et  $t+1$  et  $A$  est la matrice de Leslie (Eq. 4). Plus précisément, le vecteur  $N_t$  peut s'écrire  $[N_j, N_d, N_s, N_a]_t$  et contient respectivement les effectifs de juvéniles, de disperseurs, de subordonnés et d'alphas à  $t$ . La matrice  $A$ , quant à elle, est la matrice de projection représentative du cycle de vie du loup et s'écrit :

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & f * \phi_a \\ \phi_j * p_{di} & 0 & \phi_s & 0 \\ \phi_j * (1 - p_{di}) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_d * p_{es} & 0 & \phi_a \end{bmatrix} \quad \text{Eq. 4}$$

où  $\phi_a$ ,  $\phi_j$ ,  $\phi_d$  and  $\phi_s$  sont les probabilités de survie des alphas, des juvéniles, des disperseurs et des subordonnés. La première ligne représente les louveteaux de la nouvelle génération nés des individus alphas (Figure 9). La seconde ligne montre les transitions possibles pour devenir disperseurs. La troisième ligne est composée d'une seule transition, celle du statut de juvénile

vers celui de subordonné. Enfin, la dernière ligne représente les transitions pour devenir alpha : soit l'individu l'est déjà et le reste, soit un disperseur fonde une nouvelle meute.

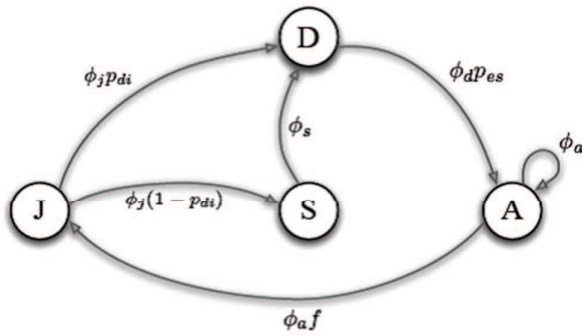
Nous n'avons pas à notre disposition d'estimation fiable de la probabilité de dispersion ni de celle d'établissement de meutes en France. Nous avons donc utilisé des paramètres tirés de la littérature (voir plus haut). Nous avons pris en compte l'incertitude sur l'estimation des paramètres démographiques par l'implémentation de 10000 simulations de Monte Carlo. Les paramètres de survie, de dispersion et d'établissement sont tirés dans des lois normales de moyenne respective  $\phi$ ,  $p_{di}$  et  $p_{es}$  et d'écart type  $\sigma=0.1$  (en s'assurant qu'on ne garde que les valeurs comprises en 0 et 1). Cet écart type a été choisi, à partir de la précision trouvée dans l'estimation d'une part de la probabilité de survie des données de loups en France (Cubaynes et al. 2010) et d'autre part, de celle trouvée dans la littérature pour les autres paramètres. Nous avons, également, fait varier la taille des portées en représentant cette variable comme une loi uniforme variant de 3 à 6. La taille des portées a été choisie volontairement plus petite que celle trouvée dans la littérature (4 à 9 petits selon Mech & Boitani 2003) pour incorporer implicitement de la mortalité juvénile.

Un des avantages des modèles matriciels est qu'ils sont réductibles (Article 2). Certaines classes du cycle de vie d'une espèce peuvent, en effet, être supprimées du modèle, sans aucun changement de la dynamique à long terme de la population (Caswell 2001). Ce critère de réductibilité confère aux modèles matriciels une grande flexibilité pour l'étude et la gestion des populations naturelles. Le modèle 1 a été, ainsi successivement, réduit par une méthode d'agrégation des classes matricielles (Caswell 2001) en éliminant les statuts pour lesquels nous disposons de peu d'informations et de peu de moyens pour leur appliquer des mesures de gestion. Nous supprimons d'abord le statut de juvéniles, puis le statut de subordonnés, puis des disperseurs, pour au final, ne garder qu'un seul statut, celui des alphas (Figure 9). Cette version la plus réduite du modèle original à quatre statuts est paramétrée grâce à ce que nous appelons le taux de croissance des meutes et qui représente la dynamique du nombre de meutes (Article 2).

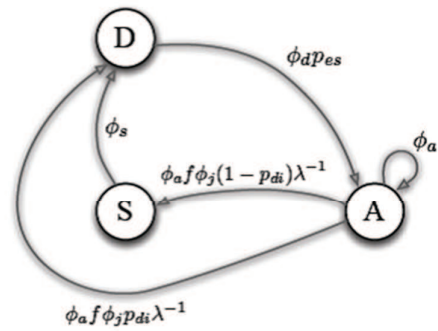


a)

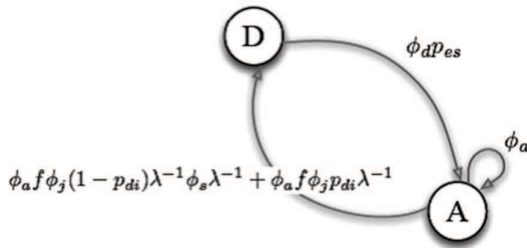
Model 1:



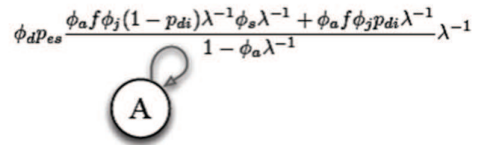
b)



c)



d)



**Figure 9 :** Cycle de vie du loup complet structuré en 4 statuts sociaux a) avec les Alphas (A), les Juvéniles (J), les Subordonnés (S) et les Disperseurs (D). Le cycle de vie est ensuite successivement réduit. Tout d’abord, le statut de juvénile est supprimé b), ensuite le statut de subordonné c) puis enfin celui des disperseurs d). Les paramètres  $\phi_j$ ,  $\phi_d$ ,  $\phi_s$  et  $\phi_a$  représentent la survie associée à chaque statut, alors que  $p_{di}$  et  $p_{es}$  représentent les taux de dispersion et d’établissement en meute. Le taux de croissance asymptotique  $\lambda$  est égal à la plus grande valeur propre réelle de la matrice de projection A.

## 2.2 MODELE 2 : AVEC INDIVIDUS DISPERSSEURS ET INDIVIDUS EN MEUTE

Nous avons construit ensuite un second modèle (modèle 2) stochastique qui regroupe le nombre d’individus en meute et le nombre de disperseurs. Ce modèle n’est pas construit comme une matrice (modèle 1) mais comme un modèle meute-centré. Nous avons vu, en effet, que la meute est l’unité fonctionnelle de l’espèce : nous avons donc jugé important de construire un modèle basé sur cette unité.

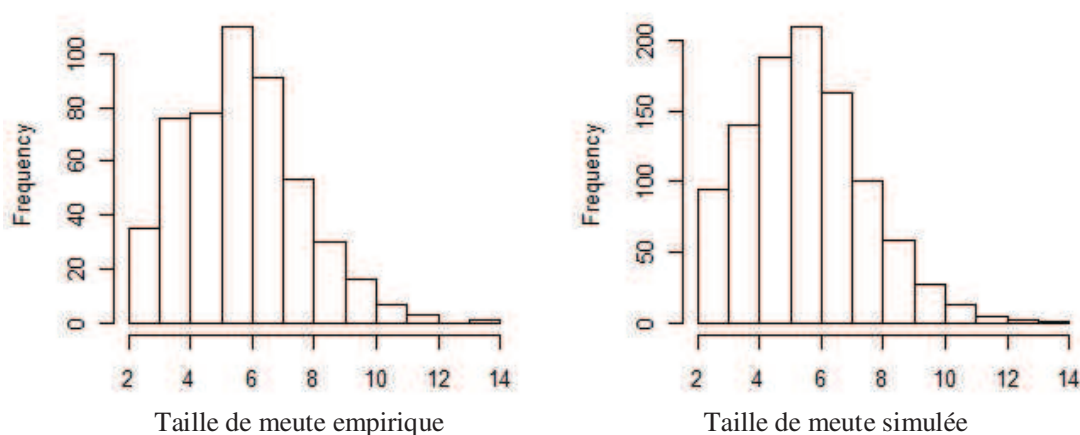
Comme pour le modèle 1, nous avons pris en compte l’incertitude dans l’estimation des paramètres. Nous avons incorporé de la stochasticité environnementale avec des valeurs

de paramètres qui diffèrent dans le temps. Cette forme de stochasticité traduit des variations environnementales dans l'espace et le temps, liées aux conditions climatiques et à la structure de l'habitat. Elles influencent fortement les paramètres démographiques d'une population (la probabilité de survie et de fécondité, et le taux de croissance). Nous avons également inclus, dans ce modèle, de la stochasticité démographique. Cette source d'incertitude reflète des différences dans les paramètres vitaux entre les individus et cette variabilité est particulièrement importante pour les petites populations, comme le sont la plupart des celles de grands carnivores (Lande 1993).

Ainsi, les processus démographiques et stochastiques qui régissent la dynamique d'une population composée d'un nombre  $N_p(t)$  et  $N_d(t)$  d'individus en meute et de disperseurs se résument en plusieurs étapes.

- 1) Le nombre d'individus en meute et le nombre de disperseurs qui survivent, chaque année, sont respectivement tirés dans des lois binomiales de paramètres, le nombre d'individus de la classe concernée ( $N_p(t)$  et  $N_d(t)$ ) et les valeurs de survie stochastique au temps  $t$ .
- 2) Le renouvellement des disperseurs se caractérise par les individus échouant à établir une nouvelle meute et restant disperseurs. Ce nombre est également tiré dans une loi binomiale de paramètres, les survivants disperseurs (de l'étape 1) et la probabilité d'échouer de s'installer en meutes ( $1-p_{es}(t)$ ). Les futurs disperseurs sont aussi les individus en meute qui se dispersent. Pour cela, il est d'abord nécessaire de distinguer, parmi les individus en meute, la proportion d'individus non reproducteurs. Celle-ci peut s'obtenir en divisant la taille moyenne d'une meute, moins les 2 individus alphas, par la taille moyenne de celle-ci. Ce modèle nécessite donc un paramètre supplémentaire au modèle 1 : la taille de la meute  $p_{size}$ . Ce paramètre est distribué, selon une loi de Poisson, ajustée aux données tirées de la littérature (Figure 10). Le nombre d'individus en meute devenant disperseurs peut alors être calculé à partir d'une distribution binomiale de paramètres, le nombre d'individus non alpha et la probabilité de disperser.
- 3) Le renouvellement de la population installée en meute se compose des individus survivants en meute (de l'étape 1) qui sont restés en meute (le reste des individus en meute, une fois qu'une partie des non reproducteurs aient dispersé). Il se compose également des individus disperseurs, survivants à l'étape 1, qui

établissent une meute. Enfin, le renouvellement des individus en meute inclut les louveteaux nés au cours de l'année. Le nombre de naissances est tiré dans une loi de Poisson de paramètres, le nombre d'individus reproducteurs multiplié par le taux de fécondité  $f$ . Le taux de fécondité  $f$  représente le ratio taille de portée sur taille de meute.

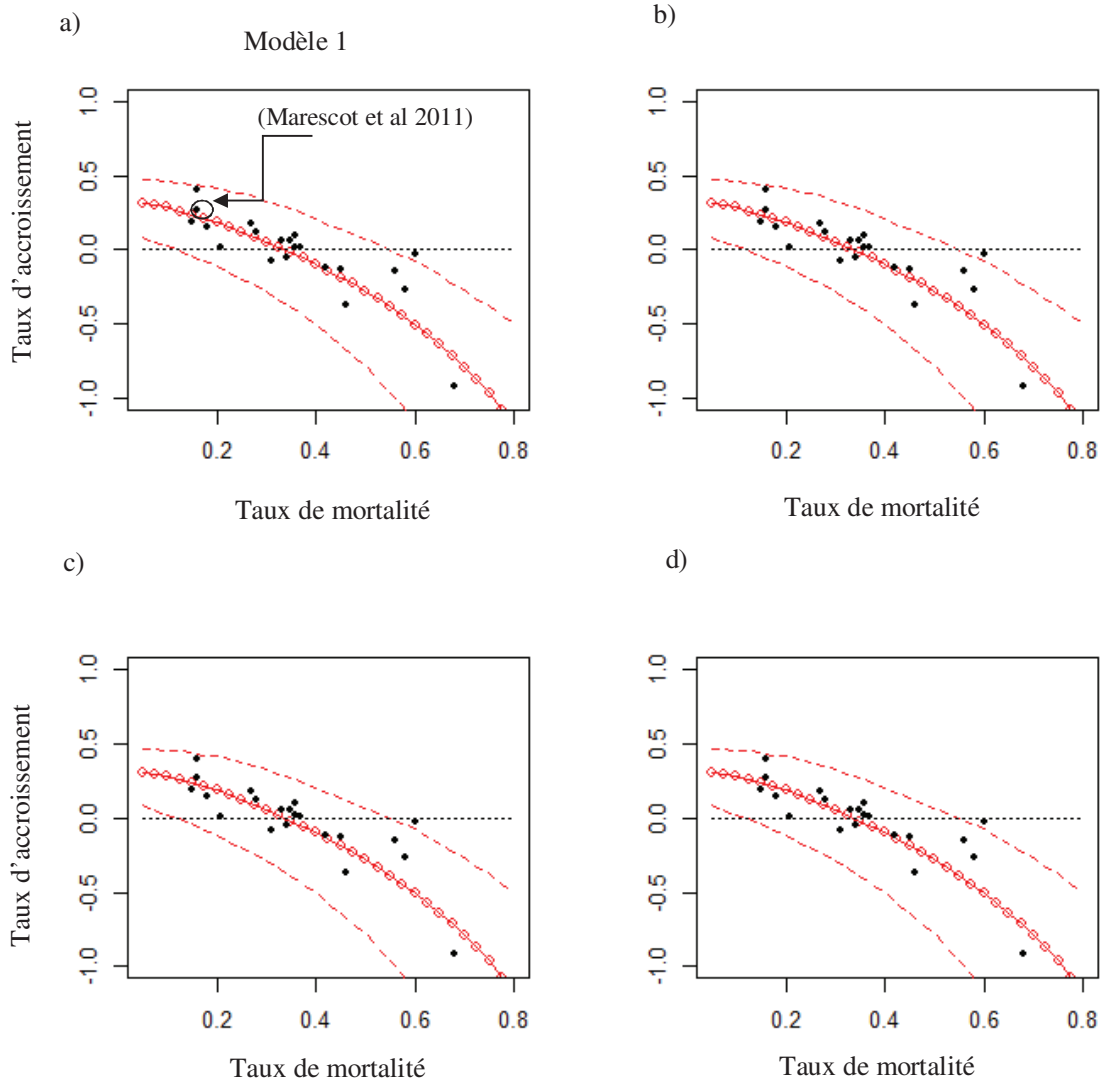


**Figure 10 :** Distribution empirique (à gauche) de taille de meute estimée de plusieurs populations nord-américaines selon Fuller (1989) et Distribution simulée (à droite) de la taille de meute obtenue à partir de 10000 valeurs tirées dans une loi de Poisson de paramètre 4 auxquelles 2 unités sont ajoutées afin que la moyenne de la distribution soit de 6, soit la taille moyenne obtenues des donnée empiriques.

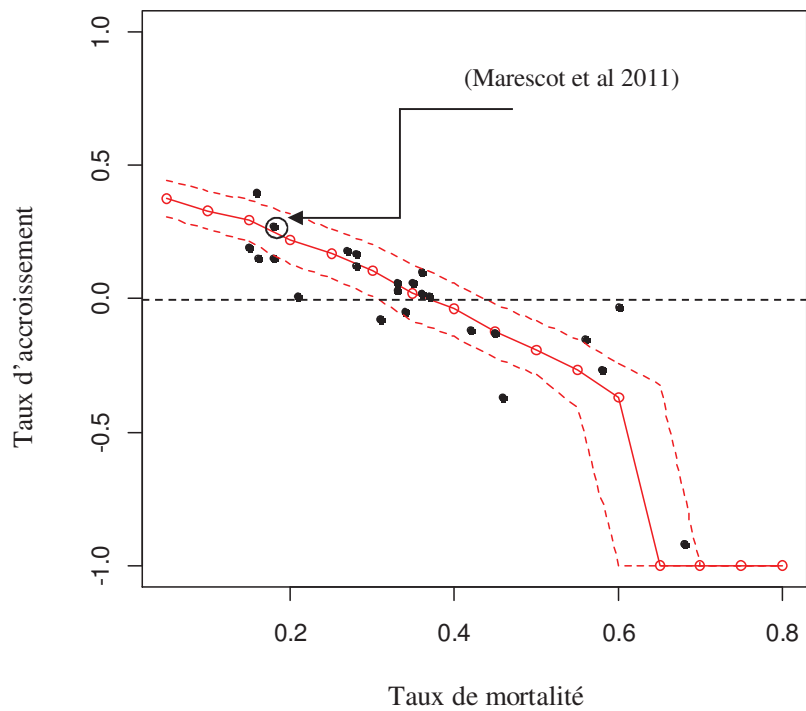
### 2.3 VALIDATION

Pour chaque modèle, une étape de validation a été effectuée. Nous avons évalué le taux de croissance asymptotique, dans le cas du modèle 1, et le taux de croissance réalisé sur 10 années, dans le cas du modèle 2. Plus précisément, nous avons calculé, le long d'un gradient de taux de mortalité, la médiane et les intervalles de confiance à 95%, obtenus sur 10000 simulations de Monte Carlo. A partir des données extraites de la littérature, nous avons choisi une probabilité de dispersion  $p_{di}$  de 0.4 (+/- 0.1) et une probabilité d'établissement  $p_{es}$

de 0.6 (+/- 0.1). Nous appliquons, le long du gradient de mortalité, une même probabilité de survie constante entre les différents statuts. Les taux de croissance obtenus des simulations ont été ajustés sur des taux de croissance obtenus à partir de données empiriques de nombreuses populations de loups, dont celle étudiée en France (Article 2). Un test de Kolmogorov a révélé que les deux modèles s'ajustaient, de manière satisfaisante, aux données empiriques (Figures 11 et 12) et que les trois matrices, obtenues par réduction du modèle 1, s'ajustaient exactement de la même manière aux données empiriques (Figure 11 et Article 2).



**Figure 11** : Ajustement du taux d'accroissement (du modèle 1 a) et des versions réduites du modèle (b, c, d), sur les données empiriques obtenues dans 22 populations de loups (points noirs), le long d'un gradient de mortalité. La ligne rouge en trait plein représente la médiane obtenue à partir de 10000 simulations de Monte Carlo et les lignes rouges en pointillés représentent l'intervalle de confiance à 95%.



**Figure12** : Taux d'accroissement calculés sur 10 ans de projection du modèle 2 qui est ajusté sur les données empiriques obtenues dans 22 populations de loups (points), le long d'un gradient de mortalité. La ligne rouge en trait plein représente la médiane obtenue à partir des 10000 simulations de Monte Carlo et la ligne rouge en pointillés l'intervalle de confiance à 95%.

## 2.4 RESULTATS SUR DES PROJECTIONS FUTURES DE POPULATION

Maintenant que les deux modèles ont été validés sur un ensemble de données empiriques, regardons comment évoluerait une population qui serait initialement constituée, disons, de 3 juvéniles, 2 disperseurs, 5 subordonnés et 3 alphas, soit un total de 13 individus. Nous appliquons la même probabilité de dispersion  $p_{di}$  de 0.4 et d'établissement en meute  $p_{es}$  de 0.6 des individus. La probabilité de survie, utilisée dans cet exemple et dans le chapitre suivant, est fixée à 0.84. Cette estimation est obtenue des analyses de CMR du Chapitre 2 (voir aussi Tableau 3 de l'Article 1). Les prévisions sont réalisées sur 25 ans et nous nous sommes intéressés à la distribution des effectifs (absolus et relatifs à l'abondance totale) d'individus dans chaque statut.

Les résultats montrent que, très rapidement, le modèle 1, ses versions réduites et le modèle 2 atteignent des distributions d'abondance relative constantes dans le temps, appelées régime asymptotique (Figure 13 et 14; Tableau 5). Dans le chapitre suivant, nous envisageons un scénario où les stratégies de contrôle sont définies à partir de l'information connue du nombre d'individus en meute. En effet, lorsque les abondances relatives des classes de statut social restent stables au cours du temps, il est possible, à partir des effectifs connus dans une classe, de déduire les effectifs dans les autres classes.

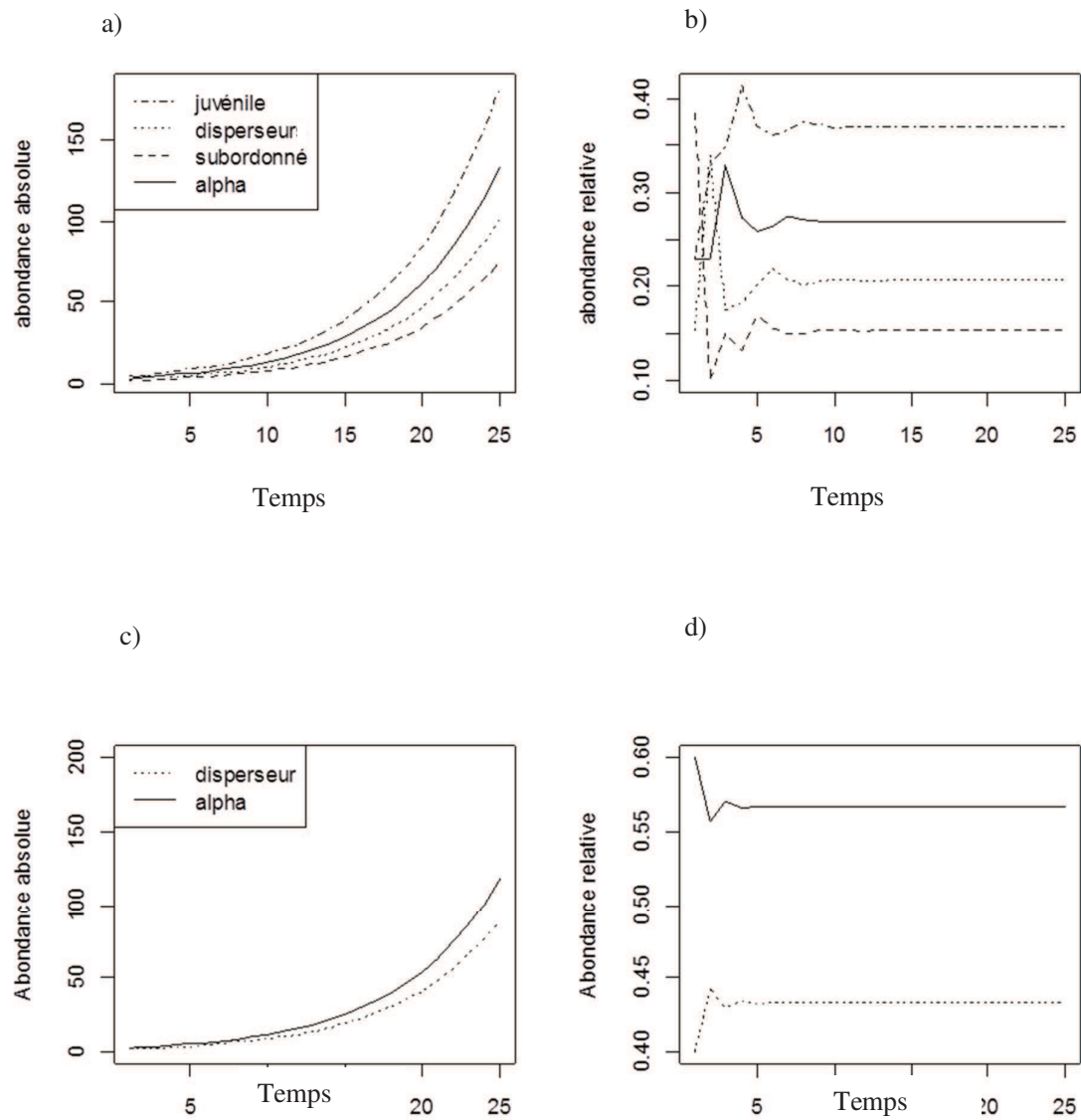
Nous avons trouvé, dans le modèle 1 à 4 statuts, des distributions asymptotiques d'abondance relative très proches des données observées dans les populations naturelles. Pimlott et al. (1969) ont trouvé, dans une étude sur la population de loups dans le parc Algonquin en Ontario, que la population stable démographiquement était composée de 31% de jeunes entre 0 et 10 mois. Nous avons obtenu, dans le modèle 1, un pourcentage légèrement plus élevé de 37% (Tableau 5). Ceci s'explique par le fait que, dans le modèle 1, la classe juvénile inclut, non seulement les jeunes de la portée de l'année en cours mais également les louvarts d'un an et demi et commençant leur maturité sexuelle. La proportion d'individu disperseur varie de 9 à 20% selon la taille de la population et son niveau d'exploitation (Mech & Boitani 2003). Les résultats du modèle 1 et 2 corroborent cette observation (Tableau 5 et Figure 13 et 14). Nos modèles étant structurés sur le statut social et non pas sur l'âge des individus, il a été difficile de comparer la distribution des individus subordonnés et des individus dominants avec les données empiriques. Nous pouvons, par contre, les comparer à ceux du modèle individu-centré de Chapron et al (2003) qui tient

compte également de la structure sociale de l'espèce. Notre modèle 1 a montré, tout comme le modèle de Chapron et al. (2003), que les populations en régime asymptotique se composent de 27% d'individus alphas (Tableau 5).

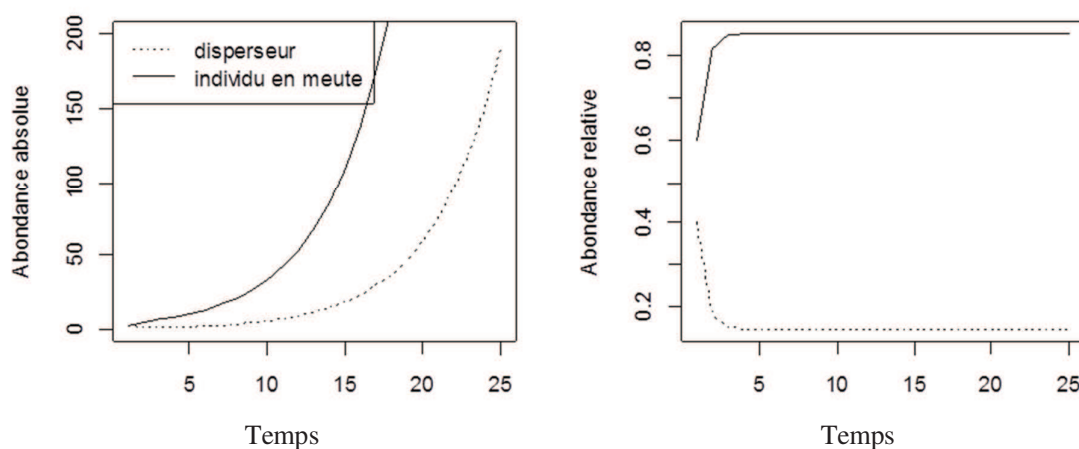
**Tableau 5:** Distribution asymptotique des abondances absolues et relatives dans les différents statuts du modèle 1, ses différentes versions réduites et dans le modèle 2.

Modèle Statut	Modèle 1 à 4 statuts	Modèle 1 à 3 statuts	Modèle 1 à 2 statuts	Modèle 1 à 1 statut	Modèle 2
Juvenile	0.37				
Subordonné	0.16	0.33			0.85
Alphas	0.27	0.43	0.57	1	
Disperseur	0.20	0.24	0.43		0.15





**Figure 13:** Abondances absolues et relatives dans chaque statut en fonction du temps, dans le modèle 1 (a et b) et dans sa version réduite à deux statuts (c et d).



**Figure 14 :** Distributions d'abondance dans les deux classes du modèle 2 en fonction du temps.

## 2.5 ARTICULATION DU MODELE A LA VARIABLE D'ACTION DE GESTION

Sur une base réglementaire d'arrêtés relatifs aux dispositions de dérogations de la directive habitat, une préfecture peut autoriser tout éleveur, ayant eu plus de deux attaques d'origine lupine, à réaliser un tir de défense et donc à tuer un individu s'attaquant à son troupeau. En parallèle, depuis 2002, des arrêtés préfectoraux autorisent, chaque année, des tirs de prélèvement réalisés par des lieutenants de la Louveterie ou par des agents de l'ONCFS, et ce, dans la limite d'un quota établi selon l'évaluation du taux de croissance de la population (Chapron et al. 2003 ; Marboutin & Duchamp 2005). Jusqu'à présent, les autorisations de tirs de défense et de prélèvement ont été attribuées au sein de ZPP. Nous nous sommes donc intéressé à prédire les effets de tirs dirigés sur des individus en meute sur le statut de conservation de la population. Même si le suivi par CMR ne nous permet pas de mesurer en temps réel (d'une année sur l'autre) les réponses démographiques face à ces tirs, nous optons pour un effet additif sur la mortalité. Cet effet additif a déjà été vérifié dans des populations nord-américaines, chassées de façon plus ou moins intensive (Creel et al. 2010; Murray et al. 2010).

Ainsi dans le modèle 1, l'application de la variable d'action sur le système modélisé se résume comme suit :

$$N_{t+1} = A * ((1-H) * N_t) \quad \text{Eq. 5}$$

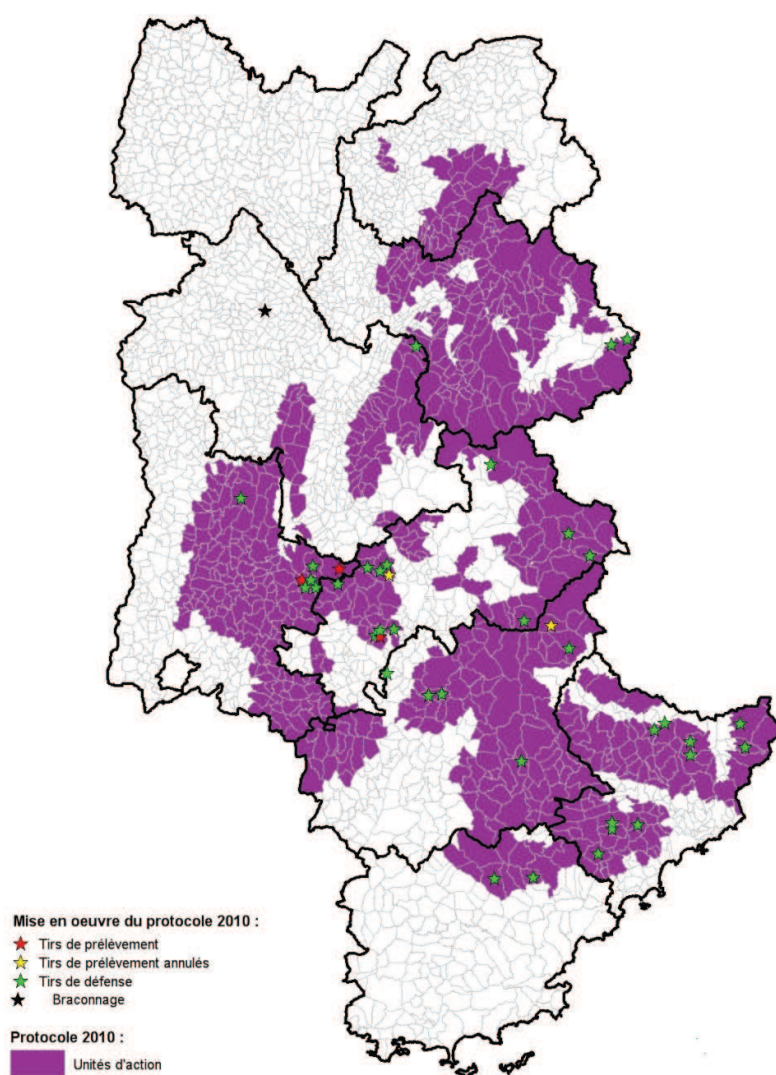
où  $H$  le vecteur du taux de prélèvement (Eq. 6). Le taux de prélèvement  $h$  est le premier processus de mortalité et s'applique seulement sur les individus en meute. Elle s'écrit sous la forme :

$$1 - H = \begin{bmatrix} 1 - h \\ 0 \\ 1 - h \\ 1 - h \end{bmatrix}. \quad \text{Eq.6}$$

Imaginons, par exemple, une population de 50 individus, composée de 10 individus alphas, 5 subordonnés, 15 juvéniles et 20 disperseurs ; prélever un taux  $h$ , disons de 0.1 sur les individus en meute revient à tirer 3 individus ( $0.1 * (10+5+15)$ ).

Dans le modèle 2, nous avons également appliqué la mortalité par tir de prélèvements en tant que premier processus affectant la survie des individus en meute. Nous avons, ensuite, appliqué la mortalité naturelle et les autres processus (dispersion, formation de meutes, reproduction) comme décrits ci-dessus. De l'incertitude sur l'application de l'action de contrôle a été incluse dans ce modèle. Elle traduit l'impossibilité pour les agents de remplir les quotas exacts du nombre de loups éliminés ainsi que l'impossibilité d'estimer le nombre d'individus braconnés. En 2010, 41 autorisations de tirs et aucun individu n'a été prélevé et au moins, un individu a été braconné (Figure 15). En 2011 à l'inverse, sur les 6 animaux définissant le plafond de prélèvements, 3 tirs réglementaires ont été réussis et 3 braconnages déclarés ont alors été repertoriés parmi les quotas.

Nous avons modélisé une telle incertitude par le nombre d'individus en meute survivants aux tirs de prélèvement. Ces survivants sont calculés, par tirage, dans une loi binomiale de paramètres, le nombre d'individus en meute et le complémentaire du taux de prélèvement.



**Figure 15 :** Localisation à l'échelle des Alpes des autorisations de tirs de prélèvement, des tirs de défense et du nombre de braconnage répertoriés en 2010. Notons qu'en 2010 aucun des 41 tirs réglementaires autorisés ne fut réussi. Source : <http://www.loup.developpement-durable.gouv.fr/spip.php?rubrique58>.

### 3. DISCUSSION

---

J'ai présenté, dans ce chapitre, deux modèles stochastiques pour décrire la dynamique d'une population de loups que j'ai validés par un ajustement satisfaisant aux données empiriques (Figure 11 et 12). Pour décrire la population de loups dans les Alpes françaises, j'ai ensuite calibré ces modèles avec les paramètres de survie obtenus dans le chapitre 2. Toujours dans le cas du loup en France, j'ai couplé ces deux modèles à une variable d'action représentant les tirs réglementaires possibles sur les meutes. Cette variable d'action permet d'orienter ou de maintenir la dynamique exigée par les obligations réglementaires européennes (Article 3). Chaque étape du processus décisionnel s'effectue dans un contexte d'incertitude et repose sur des hypothèses. Ignorer ou mal intégrer l'incertitude mène parfois à des erreurs d'estimation dans les paramètres d'entrée du modèle et affecte, plus ou moins gravement, les paramètres de sortie, comme le taux de croissance. Les règles de décision étant définies d'après les résultats du modèle, la stratégie optimale (décision) peut, elle aussi, être erronée (Mills et al. 2001 ; Possingham et al. 2001 ; Regan et al. 2005). Par ailleurs, la formulation d'hypothèses non valides risque également de conduire à de mauvaises projections de populations et d'induire le gestionnaire en erreur. C'est pourquoi de nombreuses études en dynamique des populations évaluent la robustesse de leurs modèles démographiques face à des variations dans les paramètres d'entrée et face à des changements d'hypothèses. Ces études explorent, pour cela, des scénarios démographiques (Miller et al. 2002 ; Chapron et al. 2003 pour des études sur le loup) et étudient, en sortie, l'influence sur l'inférence issue des modèles utilisés.

On a ainsi souvent recours à des analyses de sensibilité (Crouse et al. 1987, Wootton and Bell 1992, Brault and Caswell 1993). Celles-ci permettent de quantifier l'effet d'une variation d'un paramètre démographique sur la variation d'indicateurs comme le taux de croissance (Heppell et al. 2000 ; Wisdom et al. 2000). Elles permettent également de hiérarchiser la contribution relative de chaque paramètre dans la dynamique globale. Certaines études de sensibilité réalisées sur des modèles de la démographie du loup ont conclu à une forte sensibilité du taux de croissance à une survie des jeunes (surtout lorsque celle-ci était inférieure à 0.48 ; Miller et al. 2002) et une probabilité d'extinction sensible à la survie des adultes reproducteurs (Chapron et al. 2003). Nous avons jugé pertinent d'explorer la

sensibilité des stratégies de gestion obtenue par méthode d'optimisation face à des variations de paramètres démographiques et à des changements d'hypothèses (Chapitre 4 et Article 4). Dans le chapitre qui suit, je me suis intéressée, en particulier, à la sensibilité des stratégies de gestion à des variations de paramètres de survie.

Afin d'aborder les scénarios démographiques que j'ai réalisés et ceux qu'il faudrait envisager, regardons les différences et les similarités entre les deux modèles démographiques. Voyons aussi les réponses qu'apportera leur comparaison dans le chapitre qui suit.

Une hypothèse forte que nous avons faite dans ces modèles est celle d'une survie constante entre les statuts sociaux. Cette hypothèse simplificatrice était nécessaire pour l'ajustement du modèle aux données empiriques. La plupart des études réalisées sur ces populations renseigne une estimation globale du taux de mortalité (Article 2). Dans le chapitre suivant, nous regarderons les réponses des stratégies de gestion face à un scénario démographique tenant compte de différentes probabilités de survie.

Une autre hypothèse commune à ces deux modèles est celle d'une croissance exponentielle de la population. Cette hypothèse, certes non valide sur le long terme, reste cependant appropriée pour une population en phase de colonisation, comme c'est le cas de la population de loups dans les Alpes (Fabbri et al. 2007 ; Cubaynes et al. 2010 ; Marboutin et al. 2010). Les analyses préliminaires que j'ai pu réaliser sur des effets de densité-dépendance sur la survie, n'ont montré aucun résultat concluant. Ces analyses mériteraient toutefois d'être approfondies. En effet, la densité-dépendance qui se traduit généralement par la compétition intra-spécifique pour les ressources trophiques n'affecte pas seulement la survie des individus mais également leur reproduction, leur performance physiologique et leur choix de dispersion (Jamieson & Brooks 2004). L'étude de Hayes (1991) portant sur une population de loups chassée dans le Yukon rejette l'hypothèse d'effet de densité dépendance sur la survie et la dispersion. Par contre, selon cette étude, la dispersion dépendrait fortement de la taille de la meute. L'étude met l'accent, non pas sur la capacité biotique d'une population de loups, mais plutôt sur « la capacité sociale » de ses meutes. La taille maximale que pourrait supporter une meute serait ainsi d'environ 13 individus (Hayes 1991).

La première différence introduite entre les deux modèles est que le premier modèle matriciel structuré en 4 classes suppose que les individus disperseurs qui survivent mais échouent à s'établir en meute quittent la population, tandis que le second modèle « meute-

centré » ignore toute forme de sortie d'individus. A l'origine, l'intérêt de l'hypothèse d'émigration du modèle 1 était de permettre la réduction des classes de la matrice  $A$ , sans affecter la dynamique globale de la population (voir Article 2 pour plus de détails). Il y a un autre intérêt à cette hypothèse. De nombreux biologistes perçoivent l'émigration comme un mécanisme important pour la régulation des populations naturelles et, parfois même, comme une réponse à la compétition intra-spécifique face à la limitation des ressources (Wynne-Edwards 1962 ; Lebreton 1997 ; Jamieson & Brooks 2004). La densité-dépendance est, en réalité, une réaction locale des animaux à leur propre densité (Lebreton 1997). L'émigration dans le modèle 1 se définit par des individus disperseurs quittant l'aire d'étude de la population, ce processus régulateur apparaît donc à l'échelle des Alpes françaises. Le modèle 2 ne fait pas cette hypothèse. Si un disperseur n'arrive pas à fonder une meute, il garde son statut jusqu'à ce qu'il y parvienne (à moins qu'il ne meure avant). Cette première différence va permettre, dans le chapitre suivant, de vérifier l'effet de l'émigration sur la stratégie optimale de contrôle de la population.

L'autre différence du modèle 2 est qu'il inclut la stochasticité démographique et l'incertitude de contrôle. A côté des populations régulées par des mécanismes déterministes de densité-dépendance, d'autres, plus instables, seraient en effet soumises aux aléas de l'environnement biotique et abiotique et à de la stochasticité démographique (Lande 1993). Le modèle 2 développé permet de décrire de telles populations instables et montre une bonne adéquation aux données empiriques. Ces hypothèses sur l'incertitude ne répondaient pas aux propriétés de réductibilité du modèle 1 et n'ont donc pas été intégrées à ce modèle. Rappelons que l'intérêt du modèle 1 est de laisser les utilisateurs (en l'occurrence, les gestionnaires) choisir le degré de complexité du cycle de vie étant renseignable, sans compromettre les prévisions faites sur la population. Les deux modèles démographiques que nous avons construits reposent donc sur des hypothèses différentes concernant les mécanismes régulant la population. Nous verrons, dans le dernier chapitre, comment les différentes sources d'incertitude prises en compte, ou non, dans les modèles affectent la stratégie optimale.

Enfin le modèle 1 décrit une population en régime asymptotique, à l'inverse du modèle 2 qui décrit une population en régime transitoire. L'hypothèse de régime asymptotique suppose que l'abondance de chaque statut social croît à la même vitesse. Le modèle 1 suppose donc que les proportions relatives de chacune des classes sociales de la matrice  $A$  convergent vers une valeur constante, tandis que le modèle 2 suppose que

l'abondance relative des individus en meute et des individus disperseurs varie au cours du temps. Bien que l'hypothèse de régime asymptotique paraisse éloignée du comportement naturel des systèmes biologiques, elle est, cependant, souvent utilisée en dynamique des populations. Elle permet d'inférer les abondances relatives dans les classes matricielles souvent non connues des données empiriques (Caswell 2001). Cette même hypothèse améliore la compréhension des comportements d'un système sous l'influence de processus agissant à long terme. Calculer le taux de croissance asymptotique permet, par exemple, de savoir si une population se maintient à long terme ou si elle finit par s'éteindre (Wisdom et al. 2000). Quant au modèle 2, l'hypothèse de régime transitoire permet d'étudier l'effet des perturbations stochastiques sur la dynamique d'une population (Caswell 2001). Cette hypothèse a des implications importantes sur la manière dont la variable d'action contrôle la dynamique de la population. Sous l'hypothèse de régime asymptotique du modèle 1, la fraction d'individus tués au sein des meutes n'influe pas la distribution à long terme des individus dans les statuts sociaux. A l'inverse, dans le modèle 2, les tirs de prélèvement affectent numériquement la structure sociale. La comparaison des deux modèles permettra d'évaluer comment peut changer la stratégie optimale, selon que le prélèvement influe ou non sur la structure sociale.



**CHAPITRE 4 : UNE PROPOSITION POUR CONCILIER  
CONSERVATION ET CONTROLE DU LOUP EN FRANCE**

---

---

Nous proposons ici d'intégrer les indicateurs du suivi du loup proposés dans le Chapitre 1 et estimés dans le Chapitre 2, les mesures de contrôle actuellement mises en place par les instances gouvernementales (Chapitre 1) et le modèle démographique décrivant la dynamique de la population (Chapitre 3). Nous le faisons dans une approche séquentielle déterminant les stratégies optimales de contrôle de l'espèce, au vu des objectifs définis dans le Chapitre 1, et au vu des différentes sources d'incertitude présentes à chaque étape du processus de décision.

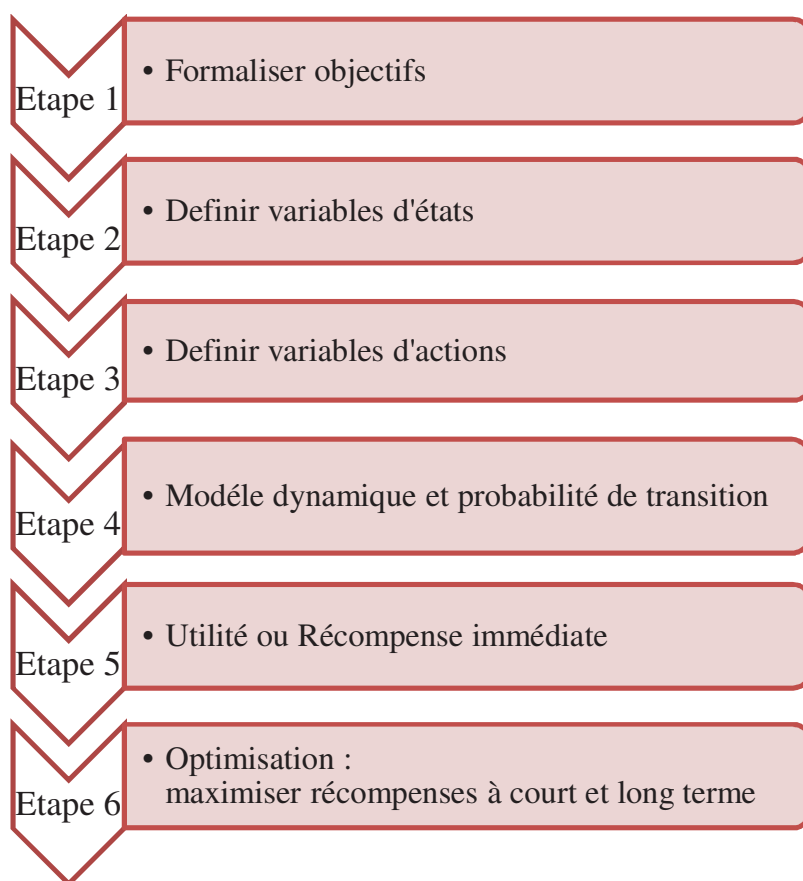
## 1. PRESENTATION ET APPLICATION DE LA METHODE PROGRAMMATION DYNAMIQUE STOCHASTIQUE

---

La programmation dynamique stochastique (PDS) est une méthode d'optimisation qui recherche des solutions optimales dans un ensemble fini (éventuellement très grand) de solutions. Cette procédure consiste, en bref, à trouver la solution globale d'un problème en ordonnant les solutions de sous problèmes (Article 3). La PDS repose sur le principe d'optimalité, formulé par Bellman : "an optimal policy has the property that, whatever the initial state and decision are, the remaining decisions must constitute an optimal policy with regards to the state resulting from the first decision" (Bellman 1957). Ce principe peut se résumer en deux règles:

- tout problème se décompose en plusieurs sous problèmes, plus simples à résoudre localement et reliés entre eux par des séquences d'états et d'actions;
- la stratégie optimale des sous problèmes qui suivent une décision, prise à un moment donné, est indépendante des décisions prises dans le passé.

La PDS se synthétise en plusieurs étapes (Figure 16, voir aussi Article 3):



**Figure 16 :** Schéma synthétique des 6 étapes de la PDS. Notons que les 4 premières étapes de la SDP sont identiques à celle de la prise de décision structurée et que c'est au moment du suivi que les états du système sont définis. Le calcul de l'utilité et l'optimisation sont l'étape finale de la décision.

### 1.1 DEFINIR LES OBJECTIFS

La première étape est de définir les objectifs du problème, comme je l'ai fait dans le premier chapitre. De nombreuses études en biologie des populations reposent sur des objectifs souvent multiples et opposés. Il peut s'agir d'objectifs, à la fois, de préservation et d'exploitation du gibier. Le but peut être, par exemple, de maximiser les quotas de chasse de la bernache du canada (*Branta canadensis*) ou du canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en s'assurant que ces populations ne courent pas de risque d'extinction (Hauser *et al.* 2001, Nichols *et al.* 2007, Milner-Gulland, 1997). Certaines études font intervenir des objectifs de conservation d'espèces qui interagissent entre elles de manière négative. Une étude récente a, par exemple, défini des objectifs de contrôle des populations de rats laveurs (*Procyon lotor*)

afin d'améliorer le succès de nidification de l'huitrier à long bec (*Haematopus longirostris*) (Martin et al 2010). D'autres études mettent en relation des objectifs de conservation d'espèces menacées avec des objectifs économiques. Il s'agit, par exemple, d'optimiser le gain économique de la gestion de l'antilope saïga (*Saiga tatarica*) tout en assurant la viabilité de l'espèce, classée par l'IUCN comme espèce menacée (Millner-Gulland 1997). Un autre exemple récent concerne le programme de conservation du tigre de Sumatra (*Panthera tigris sumatrae*), dont l'objectif est d'optimiser le temps imparti à l'effort du suivi par rapport à l'effort de gestion de l'espèce, étant donné le budget disponible (Chadès et al. 2008).

Concernant les objectifs de conservation du loup en France, les objectifs visés sont de s'assurer que la population se compose d'un minimum de meutes et ne décroisse pas, tout en la contrôlant afin qu'elle ne dépasse pas un certain niveau de croissance. Nous renvoyons le lecteur au Chapitre 1 et à l'Article 4 pour plus de détails sur les objectifs de conservation et de contrôle de la population de loups en France.

## 1.2 DEFINIR LES ETATS

La deuxième étape consiste à définir la variable d'état  $X_t$  qui représente un ensemble fini et discret de configurations possibles du système (Williams et al 2002, Article 3). En écologie comportementale, l'état peut représenter la valeur sélective ou le bilan énergétique d'un individu (Houston et al. 1988; Mangel & Clark 1988 ; Clark 2000 ; Venner et al 2006). En sylviculture, la variable d'état est souvent associée à la structure d'un peuplement forestier (Walters & Hilborn 1978 ; Teeter 1993; Richards et al. 1999). En biologie invasive, en épidémiologie et, de manière générale, en dynamique de métapopulation, la variable d'état peut traduire des sites d'occupation de l'espèce en termes de densité (Baxter & Possingham 2011), de niveau d'infection (Shea & Possingham 2000) ou de présence/absence (Tyre et al. 2011). Dans le cas de la gestion d'espèces d'intérêt cynégétique, la variable d'état définit souvent les effectifs des populations. Dans d'autres cas, plusieurs variables décrivent, de manière plus fine, l'abondance à l'intérieur d'états comme le sexe, l'âge ou le stade de développement des individus (Milner-Gulland et al. 1997 pour une distinction du sexe, Martin et al. 2010 pour l'âge, Pichancourt et al. 2012 pour le stade de développement). Dans ce chapitre, j'ai examiné deux cas possibles de variables d'états : un cas où la variable représente le nombre total de loups résidant en meute  $N_p$  – notons que cette variable représenterait pour

le gestionnaire l'indicateur EMR (Chapitre 2) ; un autre cas où deux variables d'état sont considérées, le nombre d'individus en meute  $N_p$  et le nombre d'individus disperseurs  $N_d$  (Article 4). Dans ce dernier cas, le nombre de disperseurs peut être estimé par soustraction de l'indicateur EMR à l'effectif total estimé par CMR. Remarquons, toutefois, que cette évaluation est surestimée, compte tenu du fait que l'indicateur EMR sous-estime le nombre d'individus résidant en meute (MEEDAT-MAP 2008 et Chapitre 2).

### 1.3 DEFINIR LES ACTIONS

La troisième étape consiste à définir la variable d'action  $A_t$  (Article 3). Il s'agit de la composante du système qui peut être contrôlée afin de répondre aux objectifs initiaux. Elle s'articule toujours avec la variable d'état. Reprenons les exemples ci-dessus. En écologie comportementale, la variable d'action définit l'ensemble des choix possibles d'un individu : le choix de construction de la toile d'une araignée (Venner et al 2006), le choix de sites d'alimentation en fonction des risques de prédation dans le cadre théorique dit d'« optimal foraging strategy » (Mangel & Clark 1988), ou encore le choix de chants chez les oiseaux, dans des études sur la sélection sexuelle (Houston et al 1988). En foresterie, la variable d'action concerne souvent des techniques sylvicoles, telles que le brûlis (action de brûler une parcelle), la régénération (pas d'action) ou enfin la coupe (pour l'industrie) (Richards et al 1999). En métapopulation, la variable d'action est généralement spatiale et se traduit, souvent, en terme de stratégie de suivi, de retrait ou d'introduction d'espèces dans des sites (Shea and Possingham 2000; Baxter & Possingham 2011 ; Tyre et al. 2011). Dans l'étude de populations chassées ou régulées, la variable d'action est souvent choisie comme le quota de tirs ou le taux de prélèvements d'individus. Les variables d'action peuvent agir sur l'ensemble des états, de la même façon qu'elles peuvent être ciblées sur des états spécifiques. Par exemple, l'étude de Milner-Gulland (1997) prend en compte deux variables d'action : le taux de prélèvement sur l'ensemble de la population et la proportion de mâles parmi la proportion d'individus prélevés. L'étude de Martin et al. (2010), quant à elle, considère plusieurs scénarios : un premier, avec un contrôle au hasard sur l'ensemble de la population et un second, avec deux variables d'action sélectionnées sur l'âge des individus. Depuis la mise en place des quotas de tirs de loups en France, l'expérience a montré qu'il est très difficile de tirer sur un individu en dispersion (MEEDAT-MAP 2008). Les foyers d'attaques étant par

ailleurs, localisés au sein des territoires, les mesures léthales sont donc essentiellement prises là où sont installées les meutes. Dans ce chapitre, nous avons donc définis la variable d'action  $h$  comme la fraction d'individus installés en meute à prélever (voir Chapitre 3 et Article 4). Nous avons aussi envisagé un scénario où le prélèvement serait réalisé sur l'ensemble de la population ainsi qu'un autre où les tirs seraient ciblés uniquement sur les disperseurs (Article 4).

#### 1.4 MODELE DYNAMIQUE

L'étape qui suit est celle de la construction du modèle démographique (Article 3). La plupart des études de biologie des populations appliquant la PDS font appel à des modèles matriciels. Ces modèles peuvent être structurés en classes d'âge et de sexe, de stade de développement et en statut social, et ce, en fonction des variables d'états définies (Article 4 ; Johnson et al 1997 ; Richard et al 1999 ; Martin et al. 2010 ; Tyre et al. 2011 ; Pichancourt et al 2012). En écologie comportementale et évolutive, les méthodes d'optimisation sont généralement implémentées avec des modèles décrivant la valeur sélective d'un individu (Mangel & Clark 1988). L'optimisation par programmation dynamique est rarement réalisée avec des modèles individu-centré (Huse et al. 1999). Quelle que soit la famille ou la structure du modèle dynamique, celui-ci a pour rôle principal, en PDS, de prédire les états futurs du système selon l'état dans lequel ce dernier se trouve et selon les actions qui le contrôlent. Le modèle démographique permet de construire une matrice de transition qui contient les probabilités que le système passe d'un état  $x_t$  (ligne) au temps  $t$  à un état  $x_{t+1}$  (colonne) sachant que l'action  $a_t$  a été prise entre le temps  $t$  et  $t+1$ , ou  $P(X_{t+1} = x_{t+1} | X_t = x_t, A_t = a_t)$ . Dans la résolution d'un problème déterministe par programmation dynamique, il n'existe qu'une seule réalisation future possible et la matrice de transition se présente alors comme une matrice binaire dont la somme des lignes vaut 1 ( $P(X_{t+1} = x_{t+1} | X_t = x_t, A_t = a_t) = 1$ ). Dans la plupart des situations impliquant des systèmes biologiques en interaction avec leur environnement, les états futurs ne se réalisent pas avec certitude. Nous avons vu, dans le Chapitre 3, que la dynamique des processus démographiques résulte, d'une part, des propriétés des individus qui n'ont pas tous les mêmes chances de se reproduire ni de survivre (stochastique démographique) et, d'autre part, des propriétés de l'environnement (stochasticité environnementale) (Regan et al. 2002; Lande et al. 1993). De plus, l'incertitude dans l'estimation des paramètres ajoute un bruit supplémentaire dans la probabilité de

transition d'un état à l'autre (Williams et al. 2002). Enfin, l'implémentation d'une action est rarement contrôlée de façon absolue (Martin et al. 2010). Ces différentes sources d'incertitude peuvent être traitées de différentes manières. Nous y reviendrons dans la discussion (voir également Article 3).

Rappelons ici que nous implémentons séparément la PDS aux deux modèles démographiques : le modèle 1 structuré en 4 statuts sociaux et le modèle 2 meute-centré (Chapitre 3). Le modèle 1 décrit des populations en régime asymptotique et régulées par la mortalité naturelle, le contrôle par tirs et l'émigration. Quant au second modèle, il ne distingue pas les individus subordonnés des individus juvéniles au sein des meutes. Il décrit plutôt une population en régime transitoire, régulée par la mortalité naturelle, les tirs et par plusieurs sources de stochasticité. Dans les deux modèles, nous avons choisi d'implémenter la variabilité environnementale et l'incertitude paramétrique par des simulations de Monte Carlo, méthode qui consiste à tirer l'ensemble des paramètres démographiques dans des distributions de différentes lois de probabilité (Tableau 6). Ces simulations donnent un ensemble d'effectifs futurs possibles pour une population donnée soumise à un certain niveau de prélèvement. La fréquence d'occurrence des effectifs futurs donne la probabilité de transition d'un état à l'autre. Le modèle 2 intègre, en plus, d'autres formes d'incertitude, telles que la stochastique démographique et l'incertitude de contrôle (Chapitre 3 et Article 4). Nous allons maintenant attribuer, à chaque modèle, leurs variables d'états décrites à la deuxième étape du PDS. Le premier cas de variable, décrite dans cette étape, envisage une variable d'état qui définit uniquement le nombre des individus en meute  $N_p$ . Ce cas est implémenté avec le modèle 1. Rappelons que, dans ce modèle, les effectifs dans les 4 statuts sociaux gardent les mêmes distributions relatives au cours du temps. Ainsi, à partir de la seule information sur le nombre d'individus en meute, obtenus des indices EMR (Chapitre 2), il est possible de déduire le nombre d'individus dans les autres classes de statut social. Nous avons considéré, à l'étape 2 de la PDS, un autre cas distinguant deux variables d'états : le nombre d'individus en meute  $N_p$  et les disperseurs  $N_d$ . Le modèle 2 ne décrivant pas de populations sous régime asymptotique ne permet pas de déduire le nombre d'individus dans la classe disperseurs, à partir du nombre d'individus en meute. Il est alors implémenté dans l'algorithme de PDS avec les deux variables d'état  $N_p$  et  $N_d$ . En résumé, pour appliquer ce modèle dans un processus de prise de décision, il serait nécessaire d'obtenir, à partir du suivi, l'estimation du nombre d'individus en dispersion (Article 4).

## 1.5 LA FONCTION D'UTILITE

La cinquième étape s'appuie sur la formalisation des objectifs, sous la forme d'une fonction d'utilité  $U_t(X_t, A_t)$  qui dépend des variables d'états et d'actions (Article 3). Elle peut s'exprimer en valeur économique ou en terme de statut écologique ou social désiré (Simon 1979; Isen et al. 1988; Milner-Gulland 1997). Par exemple, pour la gestion cynégétique, elle peut se formuler comme la valeur économique du gibier (Milner et al 1997) ou comme une valeur écologique : par exemple, l'abondance future d'une population (Hauser et al 2007 ; Martin et al. 2010). Etant donné la difficulté d'attribuer des valeurs économiques à des concepts écologiques comme la biodiversité, ou à des concepts sociaux, comme l'acceptabilité d'une espèce, l'utilité est souvent représentée comme un score qui varie sur une échelle commune entre 0 à 1 (Lindley 1985 ; Conroy et al. 2008). Ce score reflète la valeur du résultat d'une décision comparée au résultat désiré (d'ordre écologique, sociologique ou économique). J'ai également fait ce choix de restreindre l'utilité entre 0 et 1 lors de la formalisation de l'utilité au chapitre 1 (Article 4), en attribuant un score maximal de 1 à toute population dont le taux de croissance serait semblable à celui désiré  $\lambda^*$ . Plus le taux de croissance d'une population s'éloigne de cet objectif, plus le score diminue pour atteindre une valeur nulle lorsque le taux de croissance atteint les limites non désirées du taux de croissance  $\lambda_{\min}$  et  $\lambda_{\max}$  (Eq. 1, 2 et 3 dans chapitre 1).

## 1.6 L'OPTIMISATION

Il reste enfin à implémenter l'étape d'optimisation qui conduit à la stratégie optimale pouvant être adoptée (ou non) par les instances en charge de la prise de décision. En bref, il s'agit ici de résoudre l'équation de Bellman (Bellman 1957). Celle-ci se divise en deux composantes qui rejoignent le principe d'optimalité (Article 3). L'équation de Bellman (Eq. 7) partitionne le problème en séparant les récompenses immédiates (utilité) de l'ensemble des valeurs des états futurs, représenté par la fonction de valeur  $V$ . Cette fonction de valeur est remise à jour, à chaque pas de temps, par un raisonnement par récurrence en arrière :

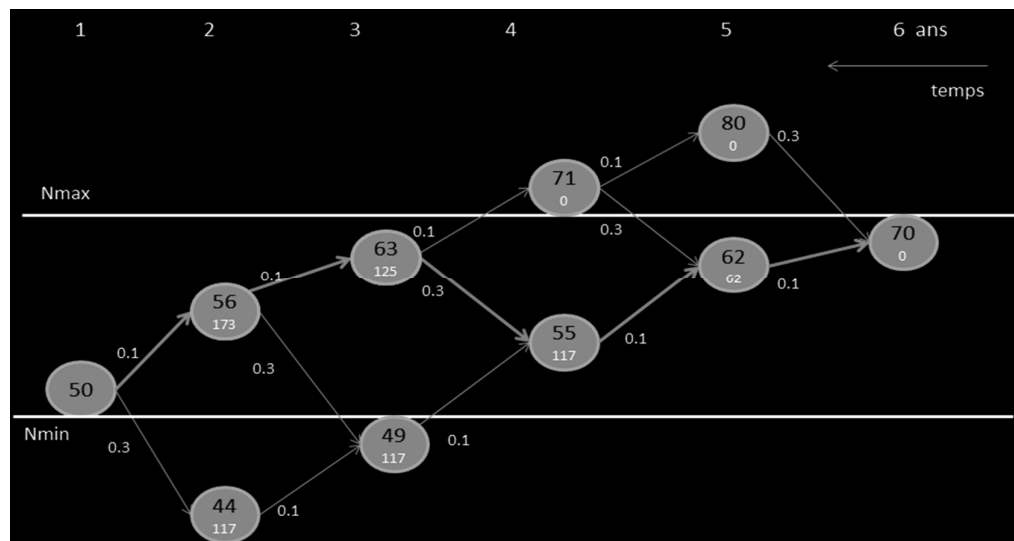
$$V(X_t) = \max_{A_t} [U_t(X_t, A_t) + \beta \sum_{X_{t+1}} P(X_{t+1} | X_t, A_t) V(X_{t+1})] \quad \text{Eq. 7}$$

Il s'agit de trouver l'action qui maximise la somme de l'utilité et des valeurs futures attendues. La fonction de valeur  $V(X_{t+1})$  est multipliée par la probabilité d'occurrence des



états futurs. Notons que  $V(X_{t+1})$  est décompté d'un facteur  $\beta$ , compris entre 0 et 1, qui caractérise le poids des récompenses futures par rapport à la récompense immédiate fournie par l'utilité. Il s'apparente ainsi à un taux d'escompte (Article 3). Pour résoudre cette équation, il est nécessaire d'avoir une fonction de valeur terminale  $V(X_{Tmax})$  définie à un horizon ; celle-ci peut représenter la valeur sélective attendue d'un individu dans un problème de recherche optimale de ressources (Mangel & Clark 1988). La résolution de la récurrence donne ensuite la valeur de  $V(X_{Tmax-1})$  et, ainsi de suite jusqu'à  $V(X_1)$  dont l'action associée (l'argument du maximum de la dernière récurrence) correspond à la solution optimale du temps présent (Encadré 3). Concentrons-nous quelques instants sur le choix du temps d'horizon  $Tmax$ , celui-ci pouvant être fini ou infini. Optimiser, sous un horizon fini, favorise d'une manière générale des solutions qui prennent plus de risques. Prenons l'exemple d'un forestier dont l'objectif est de maximiser le rendement de l'exploitation de parcelles tout en assurant la dynamique à long terme du peuplement forestier. Il doit faire le choix entre couper, brûler ou laisser les parcelles telles quelles. Toute décision active (couper ou brûler), prise à un pas de temps donné, a une répercussion importante sur la dynamique à long terme du peuplement. Si le gestionnaire se fixe un horizon fini (et surtout à court terme), la solution optimale à la dernière occasion sera très vraisemblablement de couper, afin de maximiser les derniers gains possibles au cours de la période d'évaluation des mesures de gestions (Article 3). Il est donc recommandé d'utiliser un horizon infini pour la gestion des espèces protégées, afin de garantir des stratégies conservatrices qui répondent aux principes de développement durable (I. Chadès, communication personnelle). J'ai donc choisi, ici, un horizon infini pour la résolution du problème appliqué à la gestion du loup en France.

**Encadré 3 : Programmation dynamique par itération en arrière en horizon fini**



Cette figure montre la stratégie optimale de gestion (trajectoire en gras) sur 6 ans pour une population avec un taux de croissance de 1.25, en tenant compte des objectifs. Ces objectifs sont, dans cet exemple, de garantir une population entre au plus  $N_{max}=70$  et au moins  $N_{min}=50$ . L'utilité se formule comme  $U_t = N_t(1-H_t)$  si  $N_{min} \leq N_{t+1} \leq N_{max}$ ,  $U_t = 0$  dans les autres cas. Les effectifs  $N_t$  de la population au temps  $t$  sont supposés être la variable d'état (chiffres blancs dans les nœuds de la figure) et  $H_t$  la fraction d'individus prélevés, la variable d'action représentée par les flèches (définie aussi comme les liens). Seules deux actions sont possibles dans cet exemple : un taux de prélèvement de 0.1 ou de 0.3. La fonction de valeur  $V(N_t)$  (chiffres noirs dans les nœuds) se définit comme la valeur d'un état, suite à l'application d'une action sur cet état. Cette fonction est mise à jour au cours du temps qui se lit en arrière (en commençant par  $V(N_6) = 0$ ). Pour obtenir cette fonction, il faut résoudre l'équation de Bellman en réalisant une récurrence en arrière. Cette figure se lit donc de la droite vers la gauche c'est à dire en remontant le temps.

Nous allons décomposer ce problème se déroulant sur 6 années en plusieurs sous problèmes que nous allons résoudre dans les tableaux suivants.

5 ans	$U(N_5, H_5) + V(N_6)$		
$N_5$	$N_6 = 70$	$V(N_5)$	Décision aller à
80	0+0	0	70
<b>62</b>	<b>62+0=62</b>	<b>62</b>	<b>70</b>

Supposons deux états (effectifs) au temps 5 : une population composée de 62 individus et une autre de 80 individus. Pour atteindre un objectif de  $N_6 = 70$ , il est possible d'appliquer un taux prélèvement de 0.1 à la population de 62 individus ou un taux de prélèvement de 0.3 à la population de 80. La fonction de valeur de chacun de ces états est ensuite calculée. Par exemple, pour une population de 62 individus, la fonction de valeur est  $U(N_5, H_5) + V(N_6) = 62+0 = 62$ . La trajectoire optimale correspond à la ligne (en gras) qui contient la fonction de valeur maximale (rouge sur le tableau ci dessus).

4 ans	$U(N_4, H_4) + V(N_5)$		$V(N_4)$	Décision aller à
$N_4$	$N_5 = 80$	$N_5 = 62$		
71	0+0=0	0+62=62	62	62
<b>55</b>	-	<b>55+62=117</b>	<b>117</b>	<b>62</b>

Le tableau ci-dessus montre la fonction de valeur des abondances à la 4<sup>ème</sup> année  $N_4 = \{71;55\}$ . Par exemple, pour une population de 55 individus, il n'y a aucune action qui mène à une population de 80 individus puisque nous considérons seulement deux taux de prélèvement (tiret dans la case de la ligne 55 et de la colonne 80). A cette étape, la fonction de valeur d'une telle population se définit comme  $U(N_4, H_4) + V(N_5) = 55+62=117$ . L'action qui mène une population de 55 à 62 individus est la stratégie optimale car  $V(55) > V(71)$ , autrement dit  $117 > 62$ .

3 ans	$U(N_3, H_3) + V(N_4)$		$V(N_3)$	Décision aller à
$N_3$	$N_4 = 71$	$N_4 = 55$		
<b>63</b>	<b>63+62=125</b>	<b>63+117=180</b>	<b>180</b>	<b>55</b>
49	-	0+117=117	117	55

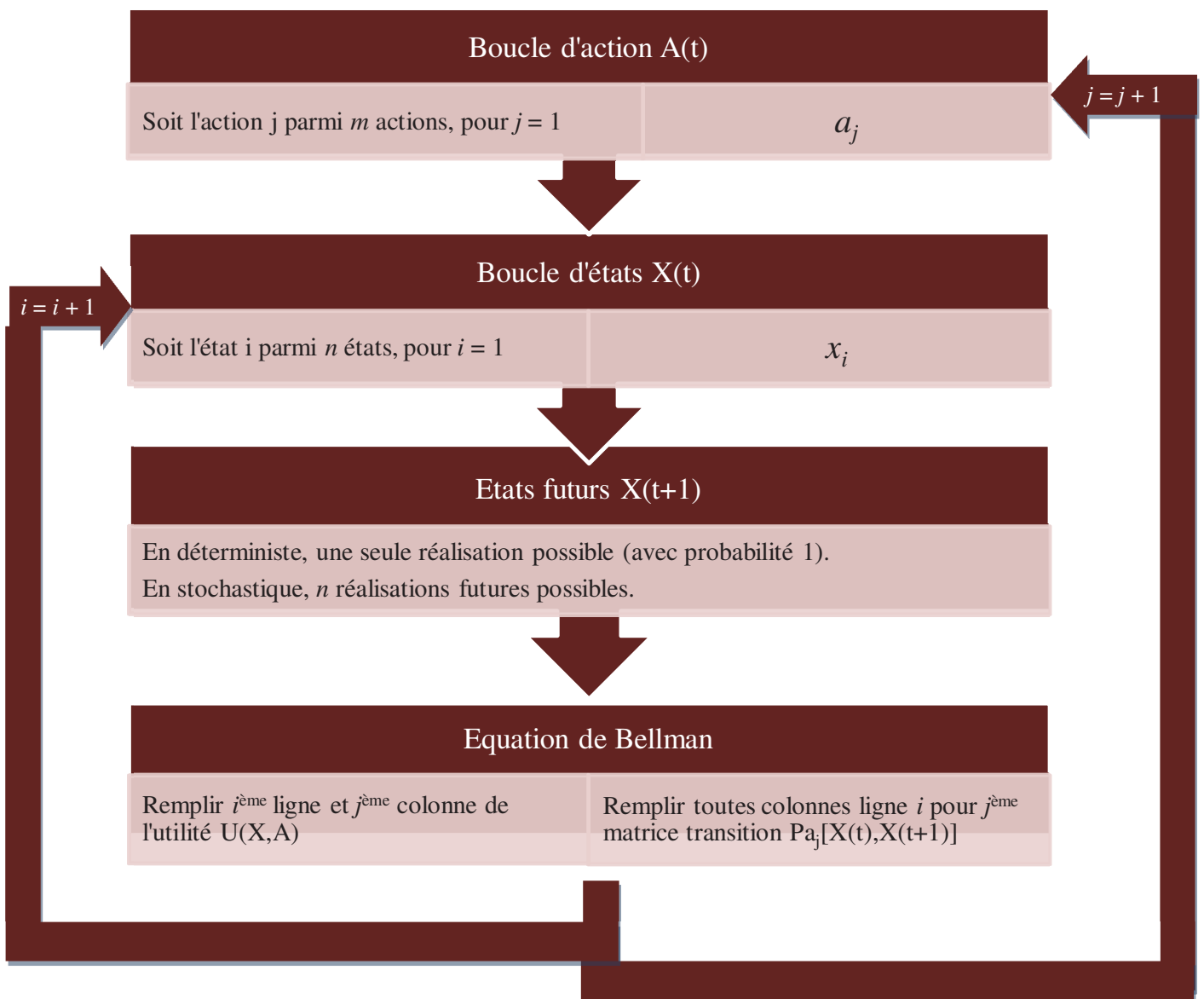
Passons maintenant à l'étape 3. A cette étape, deux états sont reliés aux états qui suivent  $N_3 = \{63; 49\}$ . Les deux liens qui relient les états de l'année 3 à l'état optimal de l'année 4, soit 55, sont, une fois de plus, comparés à leur fonction de valeur. Le lien optimal de cette année est celui qui permet de passer d'une population de 63 à 55 individus par un taux de prélèvement de 0.3.

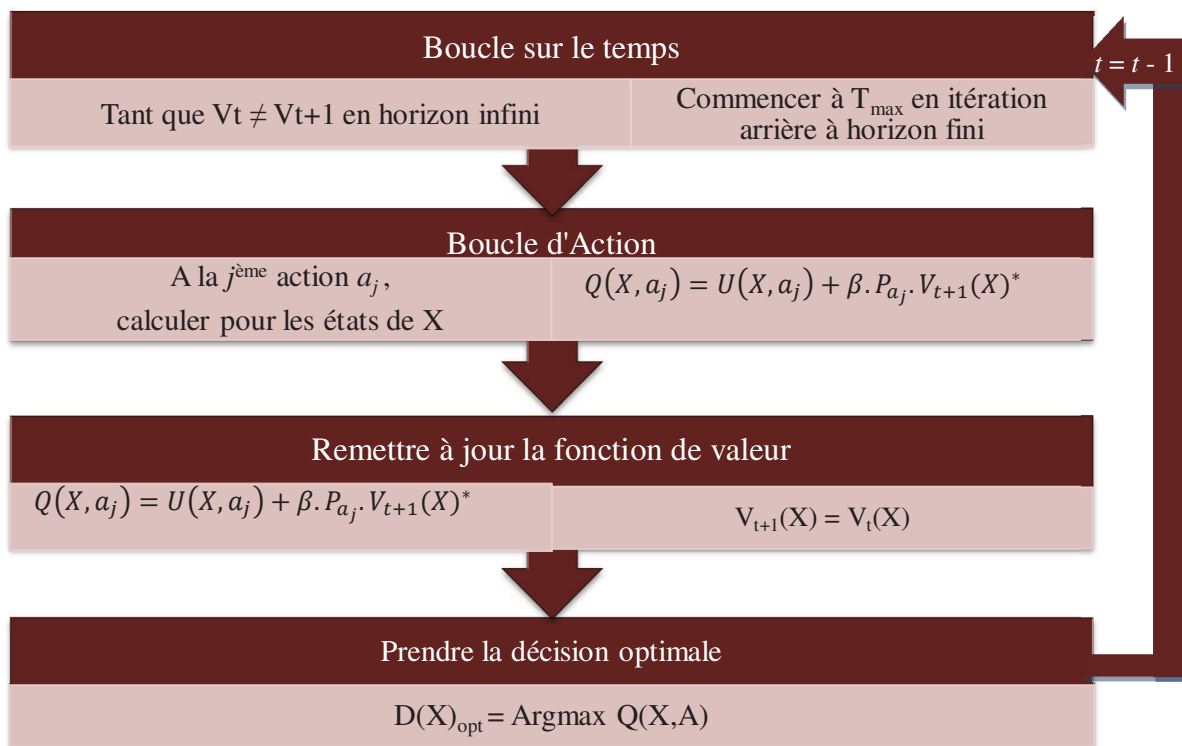
2 ans	$U(N_2, H_2) + V(N_3)$		$V(N_2)$	Décision aller à
$N_2$	$N_3 = 63$	$N_3 = 49$		
<b>56</b>	<b>56+180=236</b>	<b>56+117=173</b>	<b>236</b>	<b>63</b>

A deux ans il n'existe qu'un seul lien (une seule action) connecté au nœud de la population de 55 individus (l'état optimal de la 3<sup>ème</sup> année). Ce lien correspond à l'application d'un taux de prélèvement de 0.1 sur une population de 56 individus. Ce lien est optimal puisque le seul.

A la dernière étape de la récurrence, c'est-à-dire pendant la première année, un seul lien relie le nœud 56 (état optimal l'année 2). Il correspond à un prélèvement de 0.1 sur une population de 50 individus. En lisant maintenant les tableaux du bas vers le haut, ou la figure de la gauche vers la droite, on obtient la solution globale de ce problème, à savoir une séquence d'états et d'actions associées  $D^* = \{N_1=50, H_1=0.1 ; N_2=56, H_2=0.1 ; N_3=63, H_3=0.3 ; N_4=55, H_4=0.1 ; N_5=62, H_5=0.1\}$ .

De nombreux autres états (nœuds) et actions (flèches) intermédiaires peuvent être considérés. Par ailleurs, dans cet exemple, la réalisation des liens (la transition d'un état à l'autre par l'application d'une action) est supposée connue mais elle peut également se faire avec une certaine probabilité (on parle alors de programmation dynamique stochastique).





**Figure 17** : Représentation schématique de l'algorithme de programmation dynamique.

## 1.7 ANALYSE DE SENSIBILITE DE LA STRATEGIE OPTIMALE ET TESTS D'HYPOTHESES

Nous avons vu, dans la discussion du Chapitre 3, qu'une hypothèse non respectée ou un paramètre mal estimé peut engendrer des erreurs d'estimation et d'inférence dans les résultats d'un modèle. De telles erreurs peuvent avoir de graves implications dans l'évaluation du statut de conservation de l'espèce basé sur les indicateurs de gestion, tels que le taux de croissance et le nombre de meutes. De même, les contraintes fixées dans l'utilité de fonction reflètent notre interprétation des objectifs de la directive habitat. Elles sont basées sur des critères subjectifs qui peuvent facilement varier. J'ai donc, exploré, dans cette section, la réponse de la stratégie optimale à des variations dans les contraintes appliquées à l'utilité et dans l'estimation des paramètres démographiques. J'ai, ensuite, cherché à connaître la réponse de la stratégie optimale à un changement d'hypothèses dans les modèles

- Stratégie optimale et variations dans les contraintes de l'utilité

J'ai testé la sensibilité des stratégies optimales à des changements dans les contraintes appliquées à l'utilité  $U_2$  (Chapitre 1 et Article 4). Tout d'abord, le maximum  $\lambda^*$  de la fonction d'utilité a été modifié par un changement des contraintes sur le taux de croissance minimal et maximal désiré  $\lambda_{min}$  et  $\lambda_{max}$  (Tableau 6). Ensuite, j'ai exploré l'effet d'un changement de contrainte sur le nombre minimal de meutes désiré sur la stratégie optimale du taux de prélèvements d'individus en meute (Tableau 6).

- Stratégie optimale et variations dans les paramètres démographiques

J'ai, ensuite, examiné si la stratégie optimale de tirs sur les meutes était sensible ou non à la survie des individus (Article 4). J'ai examiné cet effet en considérant une probabilité de survie de 0.75 puis une autre de 0.7, soit une probabilité de survie de 10 à 15% plus faible que celle estimée par CMR (Tableau 6). J'ai aussi examiné la sensibilité de la stratégie optimale à la capacité des individus disperseurs à s'établir en meute. J'ai fixé la probabilité d'établissement en meute non plus à 0.6 mais à 0.4. Ce scénario pourrait représenter un cas de population dans un habitat proche de la saturation, dans laquelle il serait difficile, pour les individus disperseurs, d'établir une meute et plus probablement d'émigrer (cas du modèle 1 faisant cette hypothèse).

- Stratégie optimale et variations dans les hypothèses des modèles

L'hypothèse, sans doute, la moins valide des deux modèles a été de supposer que tous les individus ont la même probabilité de survie indépendamment de leur statut social. J'ai donc examiné comment la stratégie optimale changerait si cette hypothèse n'était pas respectée. J'ai envisagé, pour cela, des probabilités de survie différentes selon que les individus sont dominants ou non. A la suite des résultats du Chapitre 2, j'ai fait l'hypothèse que la probabilité de survie  $\phi$  estimée par CMR dans la classe fortement détectable ( $\phi^H=0.9 (+/-0.1)$ ) est associée à la survie des individus alphas  $\phi_a$ . J'ai, également, fait l'hypothèse que la probabilité de survie  $\phi$  estimée de la classe faiblement détectable ( $\phi^L = 0.75 (+/-0.1)$ ) représente la survie des disperseurs et des autres membres non dominants de la meute (Cubaynes et al 2010).

Dans le modèle 2, l'émigration des disperseurs n'est pas prise en compte. J'ai exploré un scénario où les disperseurs émigrent lorsqu'ils ne fondent pas de meute puis j'ai examiné la réponse en termes de stratégie de gestion.

**Tableau 6:** Synthèse des scénarios démographiques, des sources d'incertitudes et des fonctions d'utilité explorés dans les deux modèles utilisés dans le processus décisionnel résolu par PDS. U est pour la distribution uniforme, N pour la distribution normale et P pour la distribution de Poisson.

	Modèle 1		Modèle 2	
<b>Incertitude</b>	Paramétrique + Environnementale		Paramétrique + Environnementale	Paramétrique + Environnementale + Démographique + Contrôle
<b>Probabilité de survie constant entre les statuts sociaux</b>				
$\phi$ (Marescot et al.2011)	$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$ ou $\phi \sim N(0.75,0.035^2)$		$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$ ou $\phi \sim N(0.75,0.035^2)$	$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$
<b>Probabilité de survie dans les deux classes de détection (H et L)</b>				
Probabilité de survie des alphas $\phi_a = \phi^H$ et non alphas $\phi_{na} = \phi^L$ (Cubaynes et al. 2010)	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$
Taux de dispersion	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$
Probabilité d'établir une meute	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$ ou $p_{es} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$ ou $p_{es} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$
Taille de meute	-	$p_{size} \sim P(4)+2$	$p_{size} \sim P(4)+2$	$p_{size} \sim P(4)+2$
Taille de portée	U(3,6)	U(3,6)	U(3,6)	U(3,6)
<b>Fonctions d'Utilité</b>				
U1	$a=-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$	$a=-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$		
U2	$a = - [178;100 ;400]$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$	$a =-[178 ;100 ;400]$ $\lambda^*=[1, 1.075,1.20]$ $\lambda_{min}=[0.95, 1,1.10]$ $\lambda_{max}=[1.05, 1.15,1.30]$ $M_{min}=[20, 40]$	$a = - [178 ;100 ;400]$ $\lambda^*=[1, 1.075,1.20]$ $\lambda_{min}=[0.95, 1,1.10]$ $\lambda_{max}=[1.05, 1.15,1.30]$ $M_{min}=20$	



## 2 RESULTATS DES STRATEGIES OPTIMALES POUR LA GESTION DU LOUP

---

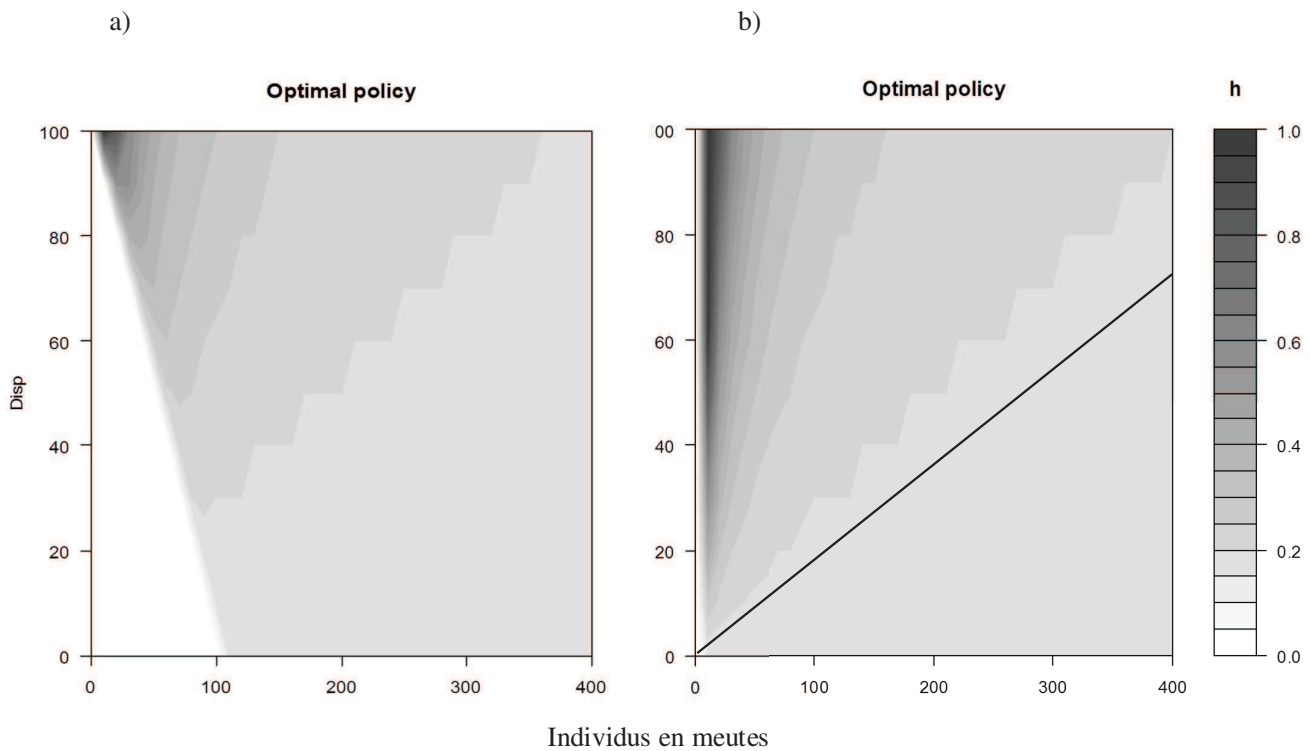
Dans cette section, je ne présente que les résultats obtenus avec le modèle 2 concernant la stratégie optimale de tirs ciblés et uniquement sur les individus en meute. Le taux de prélèvement correspond donc à la proportion d'individus en meute pouvant être tué. Je présente la sensibilité de cette stratégie aux différents scénarios d'utilité, aux paramètres démographiques et aux hypothèses du modèle. J'ai, ensuite, fait une comparaison des deux modèles en montrant les avantages et les limites de chacun. Nous renvoyons le lecteur à l'Article 4 pour plus d'informations sur les résultats du modèle 1 ou sur les résultats des stratégies de tirs ciblés sur les disperseurs.

### 2.1 COMPARAISON DES STRATEGIES DE GESTIONS ENTRE FONCTION D'UTILITE

Les résultats de la PDS, implémentée avec l'utilité U1 et basée uniquement sur le taux de croissance, ont révélé un taux de prélèvement optimal variant de 0.15 à 0.3, pour toute population montrant plus d'individus en meute que de disperseurs (Figure 18.a). La PDS recommande des taux de tirs très élevés pour les populations à structures peu réalistes. Par exemple, pour une population de 70 disperseurs et 10 individus en meute, le prélèvement recommandé était de 55% des individus en meute. Après conversion de ces taux en quota de tirs, nous avons remarqué une tendance logique : plus le nombre d'individus en meute augmente, plus le quota de tirs ciblé sur les meutes augmente également (Appendice E). Imaginons maintenant deux populations ayant le même nombre d'individus en meute. Celle qui possède le plus grand nombre de disperseurs pourrait perdre un plus grand nombre d'individus en meute par tirs de prélèvement. Si elle possède, en effet, suffisamment de disperseurs pour former les futures générations de meutes, un taux assez élevé de tirs pourrait être autorisé, tout en s'assurant que la croissance globale de la population se trouve bien dans les limites des objectifs. Un taux élevé serait préconisé jusqu'à une certaine limite, sous réserve que des meutes entières ne soient pas prélevées afin qu'il y ait suffisamment de naissance et de dispersion pour maintenir une croissance positive.

L'utilité U2, ajoutant une contrainte sur un nombre minimum de meutes, a pour effet principal de contraindre la stratégie optimale à ne recommander aucun tir tant que la

population n'est pas suffisamment importante, soit au moins 20 meutes. En prenant une population dont la structure sociale est à distribution relative stable (afin de comparer ensuite avec le modèle 1), la stratégie optimale recommandée est, alors, de ne pas tirer tant que la population n'a pas atteint 95 individus en meute et 15 disperseurs (ligne noire, Figure 18b). Les résultats obtenus avec cette utilité ont montré un taux de prélèvement variant de 0 à 0.47, et ce, seulement pour des structures de population avec plus d'individus en meute que d'individus dispersers



**Figure 18:** Stratégie optimale en fonction du nombre d'individus en meute (pack) et du nombre de disperseurs (disp) dans le modèle à deux classes. a) Avec U1, utilité basée seulement sur le taux de croissance, l'optimum est atteint à  $\lambda^*=1.075$  ; b) avec U2, utilité basée sur le taux de croissance et sur un nombre minimum de meutes. Il y a, dans cette fonction, plusieurs optima tous atteints à  $\lambda^*=1.075$  pour toute population ayant plus de 20 meutes.

## 2.2. SENSIBILITE DE LA STRATEGIE OPTIMALE AUX CONTRAINTES DE L'UTILITE U2

Nous avons remarqué, dans le modèle 2, une forte sensibilité de la stratégie optimale aux contraintes de l'utilité. Lorsque l'objectif visé est de maintenir une population (à un taux de croissance  $\lambda^* = 1.00$ ), tout en assurant un nombre minimum de 20 meutes, la stratégie optimale, pour une population de 90 individus en meute, varie de 0 à 50 % de prélèvement, selon le nombre de disperseurs présents dans la population (Figure 19.a). Si, par contre, le taux de croissance désiré est augmenté à  $\lambda^* = 1.20$ , la stratégie atteint un taux de prélèvement de 27%, pour une population de 110 individus en meutes et moyenné sur l'ensemble des disperseurs (Figure 19.b).

Comme nous l'avons constaté dans la comparaison des stratégies entre U1 et U2, l'application d'une contrainte sur le nombre minimum de meutes désiré entraîne l'apparition d'un seuil d'abondance en-deçà duquel les tirs ne devraient pas être accordés. Ce seuil d'abondance dépend du choix du nombre minimal de meutes. Si l'objectif serait de garantir la présence d'un minimum de 40 meutes, la stratégie deviendrait beaucoup plus conservatrice. Aucun prélèvement ne devrait être autorisé tant que la population n'atteindrait pas un effectif de 220 individus résidants en meutes. Pour une population montrant une distribution asymptotique des abondances dans les statuts, ce seuil serait, en particulier, atteint à un niveau de 190 individus en meute et 30 individus disperseurs.

## 2.3 SENSIBILITE DE LA STRATEGIE OPTIMALE AUX PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES ET AUX HYPOTHESES DU MODELE 2

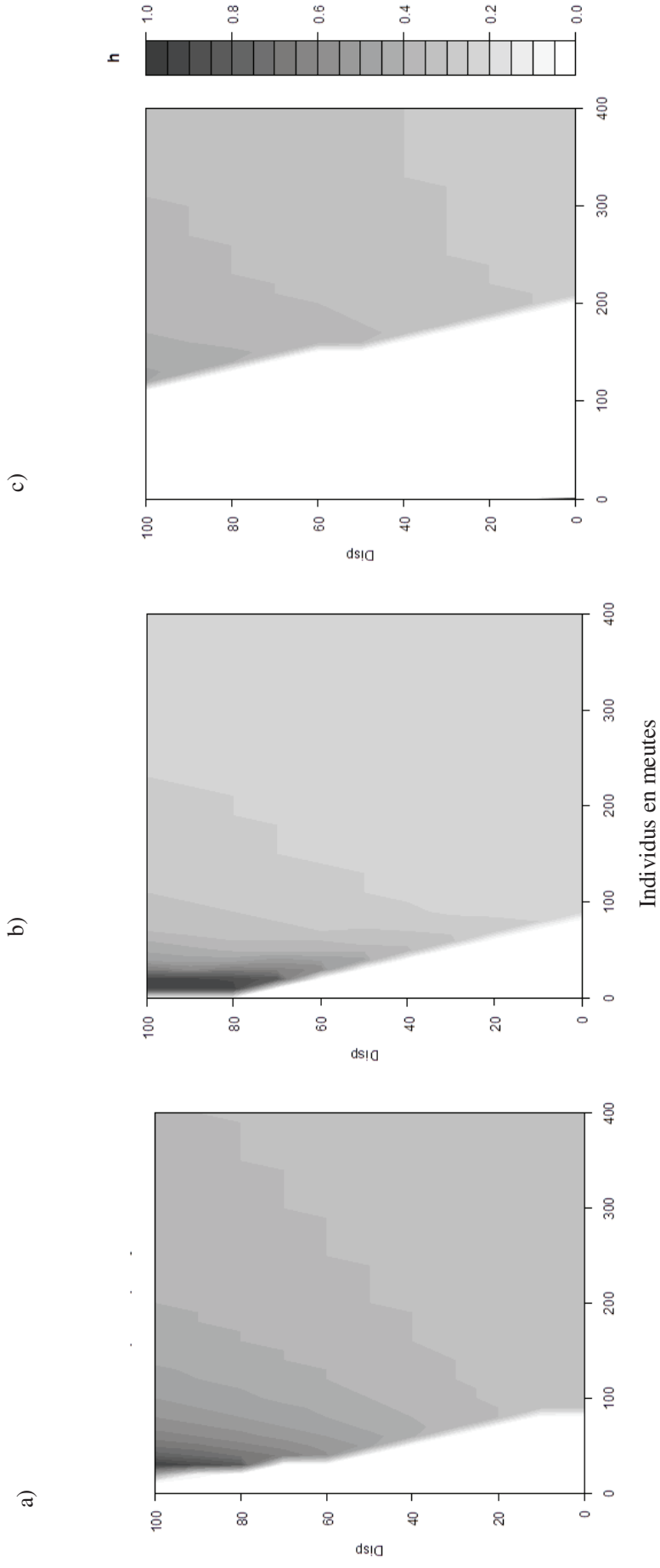
Nous avons observé qu'un simple changement d'une valeur d'un paramètre démographique dans le modèle 2 affecte considérablement la stratégie optimale. Avec une probabilité de survie de 0.84, la moyenne du taux de prélèvement sur l'ensemble des populations de plus de 110 individus en meute était de 33%. Le taux de prélèvement a considérablement chuté lorsque la probabilité de survie diminuait de moins de 10% (de  $\phi=0.84$  à  $\phi=0.75$ ). Le pourcentage de prélèvement était d'en moyenne 8% pour toute population de plus de 110 individus en meute (Figure 20a). La stratégie optimale est également très sensible à la probabilité qu'un disperseur fonde une nouvelle meute. Si cette probabilité est la même que la probabilité de dispersion ( $p_{es}=p_{di}=0.4$ ), chaque année, la

proportion d'individus qui quittent leur meute natale est la même que la proportion de disperseurs qui fondent de nouvelles meutes. Sous ce scénario, la stratégie optimale baisse d'un taux, d'en moyenne 33% à un taux de 19%, pour toute population de plus de 110 individus en meute (Figure 20.b).

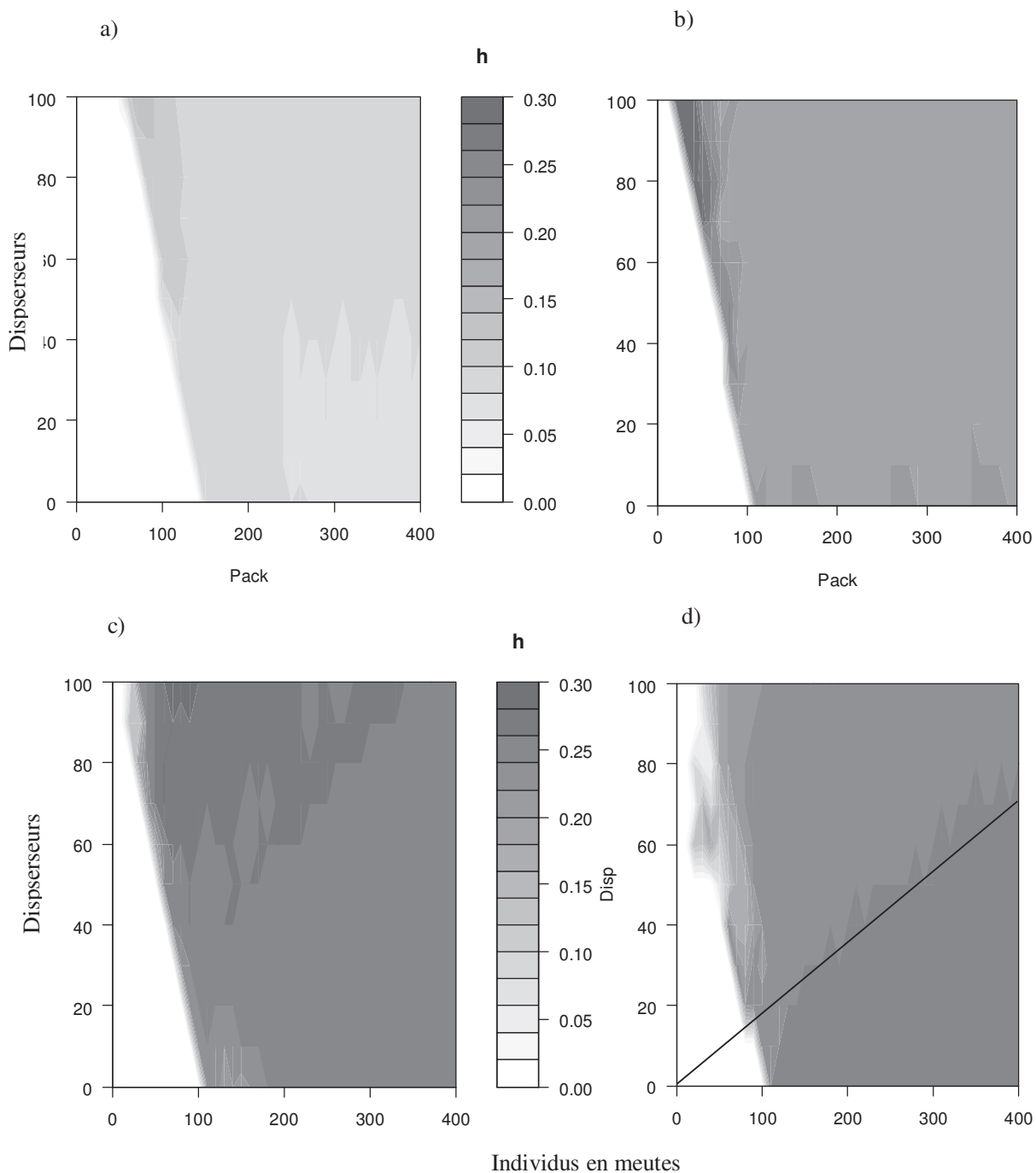
Lorsque deux probabilités de survie ont été appliquées, séparément, sur les individus alphas et sur les autres, la stratégie optimale était d'en moyenne 25% de prélèvements d'individus pour toute population supérieure à 110 individus en meute. Rappelons que, dans ce scénario, nous avons attribué une probabilité de survie des alphas supérieure à celle du scénario avec une survie constante. Par contre, les disperseurs et autres résidents non dominants dans les meutes ont reçu une probabilité de survie inférieure à celle du scénario de survie constante (Figure 20.c). Nous pouvons conclure, ici, que – malgré le rôle important que tiennent les individus alphas dans la croissance de la population – l'accroissement de leur survie ne compense pas suffisamment la baisse de survie des autres individus de la population pour que soit appliqué le même niveau de prélèvements que celui observé dans le scénario avec une survie constante.

Nous avons également constaté que le taux optimal de prélèvement diminue lorsque nous avons supposé que les disperseurs n'ayant pas pu s'installer en meute quittent l'aire d'étude. Lorsqu'un tel processus d'émigration des disperseurs est intégré au modèle 2, le pourcentage de prélèvement d'individus en meute recommandé est d'en moyenne 24 % pour toute population supérieure à 110 individus en meute. Notons que ce changement d'hypothèse a entraîné une inversion dans les patrons de taux de prélèvements par rapport à la structure de la population. Jusqu'à présent, la stratégie optimale suivait le même patron : pour toute population ayant un même nombre de disperseurs, plus le nombre d'individus en meutes augmentait, plus le taux de prélèvement diminuait. A l'inverse, pour toute population ayant le même nombre de résidents en meutes, plus le nombre d'individus disperseurs augmente, plus le taux de prélèvement augmente. Si l'émigration est maintenant prise en compte, la tendance s'inverse : plus le nombre d'individus en meute augmente pour un même nombre de disperseurs, plus le taux de prélèvements augmente ; de même plus le nombre de disperseurs augmente pour un même nombre d'individus en meute, plus le taux de prélèvement diminue (Figure 20d). Notons que ce phénomène est plus marqué dans le cas déterministe. Une explication serait que, lorsque les individus disperseurs n'émigrent pas, ils continuent à jouer un rôle important dans le renouvellement futur des meutes. Il est alors possible de prendre

plus de risques en prélevant plus d'individus en meute si la population possède, à côté, un grand nombre d'individus disperseurs et que ces individus ne quittent pas la population.



**Figure 19** : Sensibilité de la stratégie optimale aux contraintes  $\lambda_{\min}$  ;  $\lambda_{\max}$  et au nombre minimal de meutes dans l'utilité U2. L'axe des abscisses (pack) représente le nombre d'individus en meutes et l'axe des ordonnées (Disp) le nombre de disperseurs a) Avec l'optimum atteint à  $\lambda^*=1$  et les contraintes  $\lambda_{\min}=0.95$  et  $\lambda_{\max}=1.05$  ; b) avec plusieurs optima atteints à  $\lambda^*=1$  et les contraintes  $\lambda_{\min}=1.10$  et  $\lambda_{\max}=1.30$ . Dans a) et dans b), les optima peuvent être atteints seulement pour des populations ayant plus de 20 meutes ; c) avec un optimum atteint à  $\lambda^*=1.075$  et les contraintes  $\lambda_{\min}=1$  et  $\lambda_{\max}=1.15$  et pour toute population ayant plus de 40 meutes.



**Figure 20:** Sensibilité de la stratégie optimale aux paramètres démographiques a) et b) et aux hypothèses du modèle c) et d). Dans le détail, le cas a) correspond à  $\phi = 0.75$  et le cas b) à un effet d'un changement de probabilité d'établissement égal à la probabilité de disperser  $p_{es}=p_{di}=0.4$ . Le cas c) représente la situation où l'hypothèse de survie constante n'est pas respectée, on applique une survie des alphas  $\phi_a=0.9$  et une survie des non alphas  $\phi_{na}=0.75$ . Enfin, le cas d) est pour une population qui présenterait de l'émigration. Dans ces figures, le niveau de gris varie de 0 à 0.3 car aucune valeur supérieure à 0.3 n'a été observée sous de tels scénarios.



## 2.4 L'EFFET DE LA STOCHASTICITE DEMOGRAPHIQUE ET DE L'INCERTITUDE DE CONTROLE

L'intégration de la stochasticité démographique et de l'incertitude de contrôle, dans le modèle 2, a montré des taux de prélèvements sensiblement plus bas que dans le cas où de telles incertitudes étaient ignorées. Nous remarquons également, d'une manière générale, des patrons plus erratiques dans les stratégies optimales de tir (Figure 21). Ces sources d'incertitude sembleraient surtout affecter le seuil d'effectif minimal, avant autorisation de prélèvement (EMP dans Tableau 7). L'effectif nécessaire avant d'envisager l'implémentation de tirs est en effet, passé d'un minimum de 95 à un minimum de 140 individus en meute, pour une population sous une distribution stable des individus dans les classes sociales.

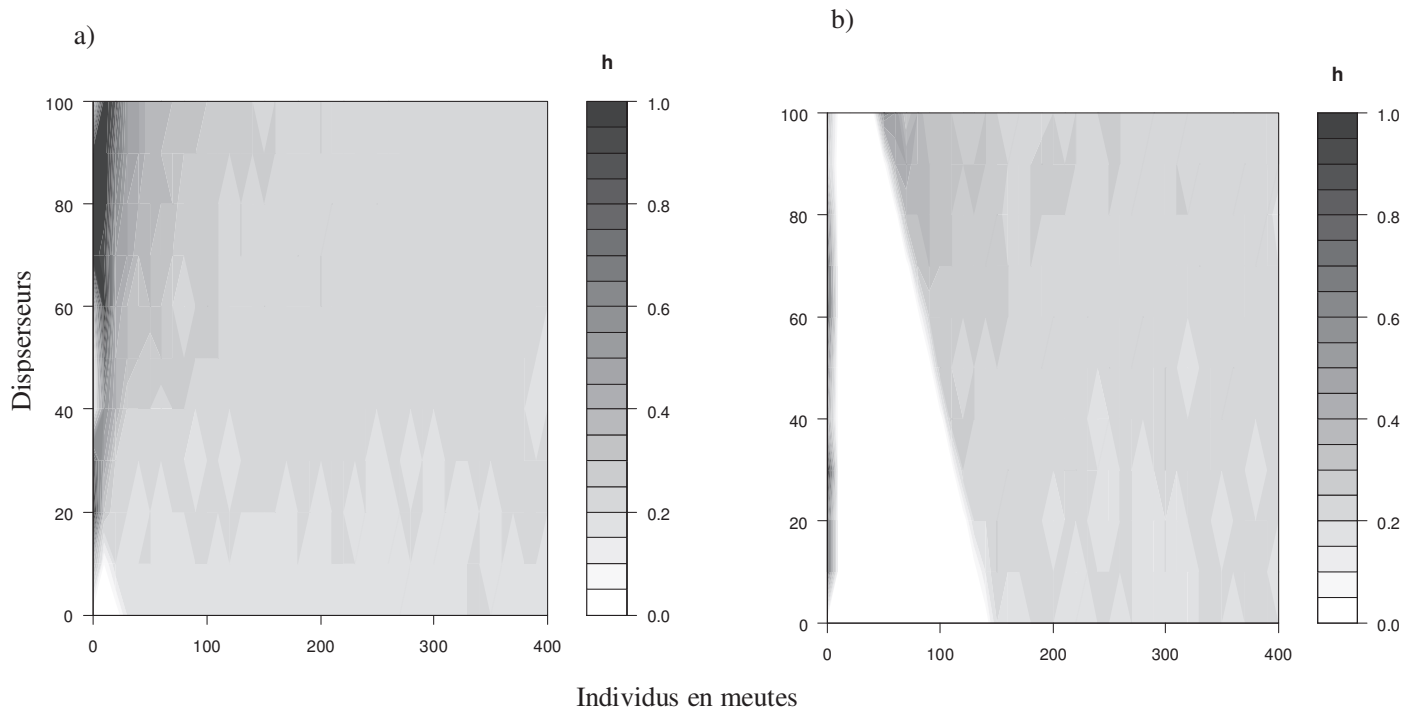
## 2.5 COMPARAISON DES STRATEGIES OPTIMALES ENTRE LES DEUX MODELES

Le modèle 1, structuré en 4 statuts sociaux, a montré d'une manière générale des taux de prélèvement maxima sensiblement plus bas que ceux du modèle 2 (Figures 18b et 21). Ces deux modèles reposaient toutefois sur des hypothèses différentes. Il est donc important de comparer le modèle 1 au modèle 2 sous les mêmes hypothèses, exception faite de celle du régime asymptotique. Pour y parvenir, il faut donc comparer le modèle 1 au modèle 2 lorsque celui-ci considère de l'émigration et n'intègre pas de stochasticité démographique ni d'incertitude de contrôle (Figure 20.d). Sous ce scénario, nous avons observé un taux de prélèvement maximal de 23 % pour des populations aux structures semblables à celle du modèle 1 sous régime asymptotique. Le modèle 1 a montré un pourcentage de prélèvement maximal de 20%, donc très semblable aux résultats obtenus dans le modèle 2 (Figure 19). Tout comme dans le modèle 2, la stratégie optimale dans le modèle 1 et sous l'Utilité U2 ne recommandait aucun prélèvement tant qu'il n'y avait pas au minimum 95 individus en meute. Nous pouvons donc conclure que l'hypothèse de distribution asymptotique n'affecte pas la stratégie optimale de gestion, de manière prééminente. Le gestionnaire pourrait donc profiter de cette hypothèse pour déduire, à partir des données disponibles, la distribution des effectifs dans chaque statut social sans que cela ne vienne compromettre, de manière importante, la stratégie optimale.

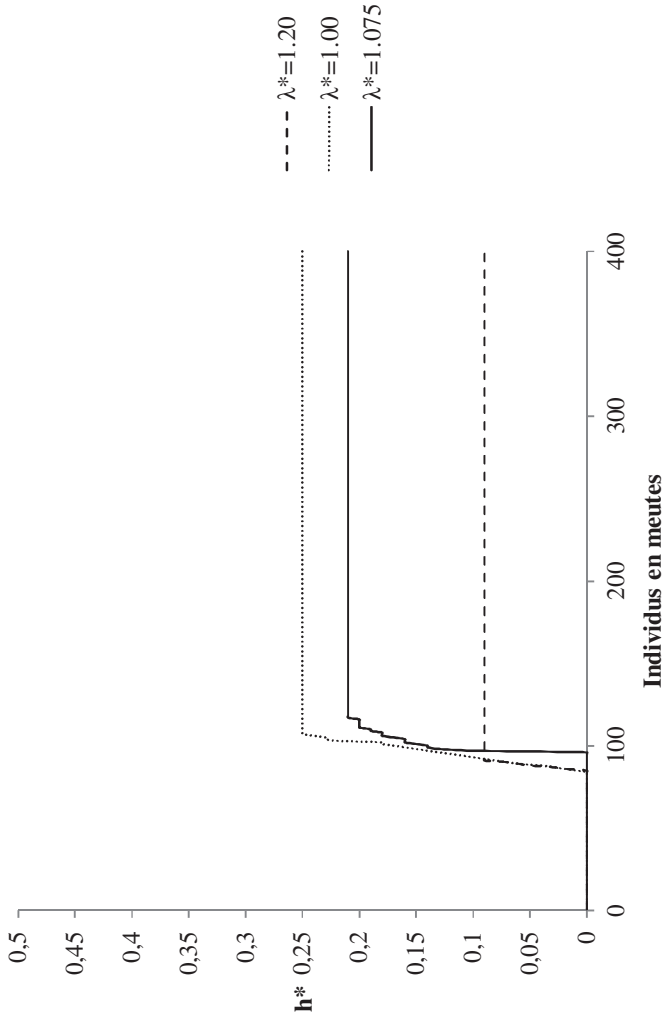
Notons que toutes les analyses de sensibilité et les différents scénarios démographiques présentés ci-dessus ont également été réalisés sous le modèle 1 (voir Article 4 pour plus de détails sur les résultats).

Pour résumer, ces résultats ont montré une forte sensibilité de la stratégie optimale aux contraintes de l'utilité sur le taux de croissance et le nombre de meutes (sur  $\lambda_{\min}$ , à  $\lambda_{\max}$  donc à  $\lambda^*$ , mais aussi à  $M_{\min}$ ). La PDS, implémentée sous le modèle 1, a révélé par contre une plus grande robustesse de la stratégie optimale à une baisse de la probabilité de survie (Tableau 7 et Article 4). La robustesse de la stratégie optimale, obtenue dans le modèle 1, s'est révélée plus marquante dans le scénario envisageant des probabilités de survie différentes pour les individus alphas et les autres. La stratégie optimale a, en effet, baissé d'un prélèvement maximal de 20% à 18 %. L'hypothèse de régime asymptotique semblerait donc rendre la stratégie plus robuste à des changements de probabilité de survie. Nous savons, en effet, que, sous ce modèle, les tirs de prélèvement n'ont pas d'effets sur la distribution relative des individus dans les classes sociales de la population. L'abondance relative future dans la classe disperseurs étant indépendante de l'effet des prélèvements dans les meutes, il n'y a pas de raison qu'une baisse de la probabilité de survie des disperseurs affecte la stratégie optimale.

Il est important de souligner que, quel que soit le modèle utilisé, lorsque la stratégie optimale est appliquée au cours du temps, sur une population quelconque, le taux de croissance obtenu se trouve bien dans les limites des objectifs définis au chapitre 1 (Figure 22). Nous pouvons donc conclure, après validation des deux modèles et de la capacité de leur stratégie optimale à atteindre les objectifs à long terme, que baser des stratégies de gestion qui nécessitent seulement la connaissance du nombre d'individus en meute ne risque pas de compromettre les objectifs attendus sur la dynamique globale de la population. Neanmoins cette conclusion doit être interprétée avec prudence, la forte sensibilité du modèle 2 aux paramètres démographiques et à l'incertitude montre l'importance de considérer la structure sociale dans la prise de décision.

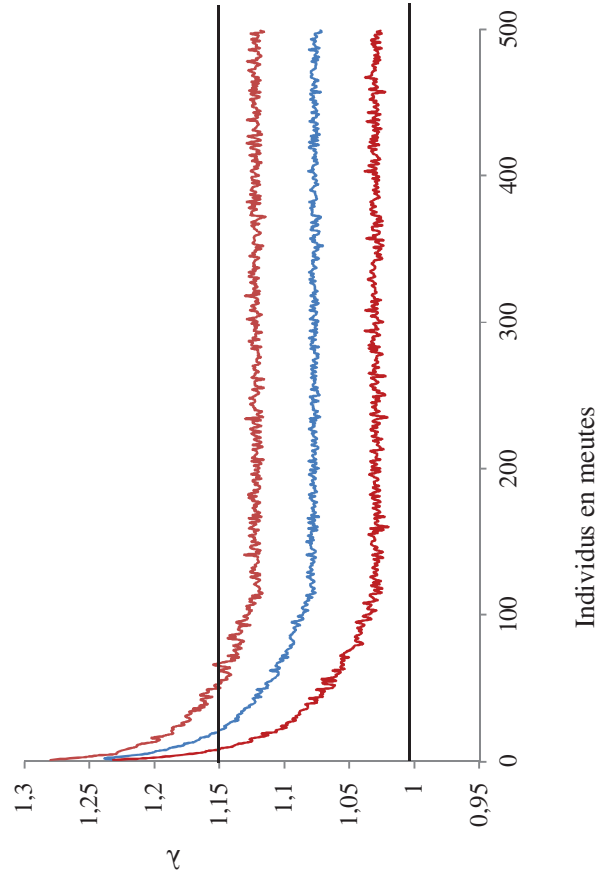


**Figure 21** : Effet de la prise en compte de la stochasticité démographique et de l'incertitude de contrôle dans la stratégie optimale obtenue par PDS implémentée avec le modèle 2 sous les trois utilités : a) avec U1, utilité basée seulement sur le taux de croissance, l'optimum est atteint à  $\lambda^*=1.075$  ; b) U2, utilité basée sur le taux de croissance et sur un nombre minimum de meutes. Il y a, dans cette fonction, plusieurs optimums tous atteints à  $\lambda^*=1.075$  pour toute population ayant plus de 20 meutes.

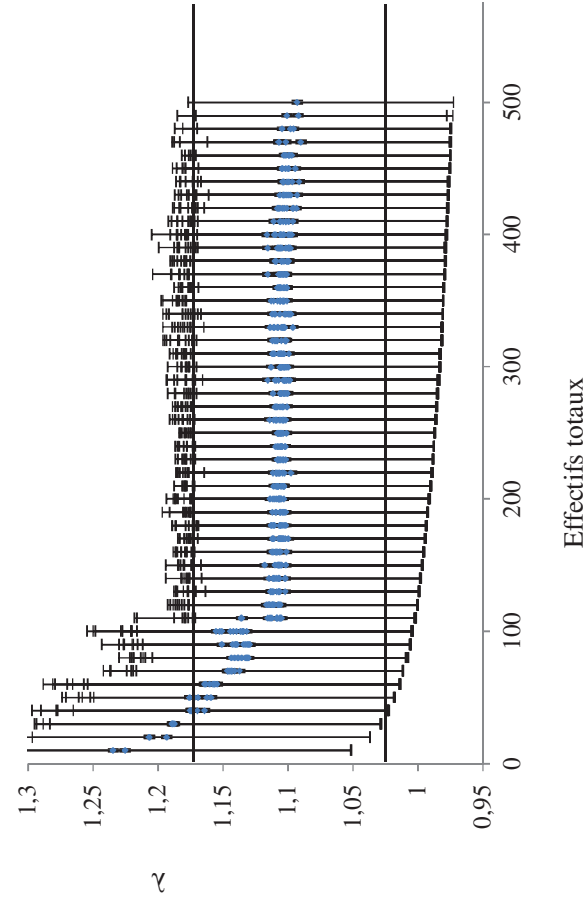


**Figure 21:** Stratégie optimale en fonction du nombre d'individus en meute et variations d'optima  $\lambda^*$  de l'utilité dans le modèle 1 à 4 classes.  $\lambda^* = I$  (ligne pointillée),  $\lambda^* = 1.075$  (ligne continue),  $\lambda^* = 1.20$  (tirets).

a)



b)



**Figure 22:** Représentation des moyennes de taux de croissance et de leurs intervalles de confiance à 95% (ligne rouge dans a et barres dans b) obtenus après application de la stratégie optimale au cours du temps nécessaire pour atteindre les limites des variables d'états (50 ans maximum) : a) en fonction du nombre initial d'individus en meute dans le modèle 1 et b) en fonction de l'abondance initiale des populations (toutes les combinaisons possibles de  $N_d$  et  $N_p$ ). Les lignes bleues montrent les seuils minima et maxima de l'utilité.

### 3. DISCUSSION

---

Dans cette partie, j'ai pu mettre en avant la sensibilité d'une stratégie optimale de tirs de prélèvement à des variations d'objectifs, d'hypothèses, et de paramètres démographiques. Nous avons montré des patrons très différents, d'un scénario à l'autre, soulignant l'importance de bien définir toutes les étapes du processus décisionnel qui précède la décision : formalisation des objectifs, estimation d'indicateurs robustes et de paramètres démographiques par le suivi de l'espèce, construction de plusieurs modèles démographiques afin de tester différentes hypothèses.

Le modèle 2 a pour avantage principal de prendre en compte les effets immédiats des tirs de prélèvement sur la structure sociale. Dans ce modèle, la structure sociale intervient directement comme une variable d'état de la PDS. Les stratégies de tirs peuvent, alors, être plus risquées ou, au contraire, plus conservatrices en fonction de la structure sociale. De nombreuses études de populations de loups ont révélé une forte résilience démographique de l'espèce qui pourrait supporter des taux de prélèvements élevés sans que cela ne menace la viabilité de la population (0.30 pour Keith 1983 de 0.5 selon Mech 1970). A l'opposé, un fort taux de prélèvement, en particulier lorsqu'il est appliqué non sélectivement sur des individus en meute, affecterait fortement l'organisation sociale de l'espèce. Des études ont montré des réponses comportementales à des niveaux de contrôle plus ou moins longs et intenses, comme une baisse de la territorialité, une baisse de la compétition intra-spécifique, la participation des individus non dominants à la chasse ou la reproduction (Haber 1996 ; Rutledge et al. 2009). Les conséquences de tels changements de comportement sur la structure sociale sont encore mal connues. La fusion de groupes d'individus et des adoptions ont déjà été observées dans des populations exploitées (Rutledge et al. 2009). A l'inverse, un niveau de contrôle qui reste constamment élevé peut entraîner une augmentation du nombre de disperseurs (Haber et al. 1996). L'utilisation d'un modèle qui tient compte de la structure sociale nous semble donc importante pour l'évaluation des stratégies de gestion du loup en France. Cela nécessite un suivi adapté pour estimer le nombre de disperseurs et pour mieux connaître la composition des meutes. Une perspective serait, tout d'abord, de fournir les effectifs  $N_{CMR}$  intra meute. Il s'agirait de supprimer, des données génétiques, toutes les histoires de captures hors ZPP. Puis, au lieu d'estimer une probabilité de survie par ZPP, nous pourrions estimer la survie

moyenne par ZPP avec autour, une variance inter ZPP. Il faudrait alors utiliser des modèles à effets aléatoires (Royle 2004). La différence des CMR dans les ZPP avec l'EMR permettrait de mesurer le biais de l'EMR dans la sous-estimation des effectifs au sein des meutes. Puis, par comparaison avec la CMR globale, nous aurions une idée du taux de dispersion relatif et donc du nombre de disperseurs.

Nos résultats ont, par ailleurs, souligné l'importance d'utiliser des estimations non biaisées des paramètres démographiques dont une simple variation peut entraîner une modification importante de la stratégie optimale. Le modèle 2 semble très sensible aux estimations de la probabilité de survie. Quel que soit le modèle implémenté dans le PDS, la stratégie optimale ne recommande aucun tir tant que la probabilité de survie n'est pas supérieure à 0.73. Ce résultat corrobore ceux de Keith et al (1983) qui montrent qu'une population de loups peut supporter, sur le long terme, un taux de prélèvement d'au maximum 0.30 (Article 4).

Enfin, tout scientifique ou gestionnaire étudiant une population dans son milieu naturel doit faire avec diverses formes d'incertitudes, celles liées au suivi de la population et à son observation partielle, celles liées aux variations physique et climatique de l'environnement, celles liées à la variabilité interindividuelle (stochasticité démographique) et celles liées à la capacité de l'homme à contrôler ces populations. S'il est difficile, voire impossible, de supprimer ces incertitudes, il est risqué d'ignorer leur source et leur existence, lors de la prise de décision (Regan et al. 2005). Il existe une dernière forme d'incertitude couramment intégrée dans ces méthodes mais que nous n'avons pas prise en compte. Il s'agit de l'incertitude structurelle. Cette incertitude reflète l'incapacité d'un modèle à décrire, correctement, le comportement d'un système, autrement dit elle montre les limites de nos connaissances sur le fonctionnement des populations et, a fortiori, de la dynamique des systèmes socio-écologiques (Williams et al. 2009). La gestion adaptative permet de réduire cette incertitude en se basant sur le principe du « j'apprends en faisant » (Williams et al. 2002). Cette approche présente un grand intérêt pour la biologie de la conservation sur lequel nous reviendrons dans la discussion générale. Techniquement, la gestion adaptative implique un processus de mise à jour des performances de plusieurs modèles, a priori, via l'information contenue dans les données récoltées. Dans le contexte de mon étude, et pour véritablement tester les hypothèses qui diffèrent dans le modèle 1 et le modèle 2, il faudrait évaluer les

#### *Chapitre 4. Prise de décision*

prédictions de chaque modèle à partir de l'accumulation de connaissance apportée par le suivi annuel de la population de loup dans les Alpes.



**Tableau 7:** Synthèse des réponses de la stratégie optimale dans les deux modèles, face à des variations dans les paramètres démographiques, dans les contraintes de l'utilité, face à des changements d'hypothèses et à l'intégration de l'incertitude. Le signe ↗ signifie une augmentation, ↘ une diminution et 0 aucun changement.  $h^*$  représente le taux de prélèvement optimal d'individus en meute, EMP est l'effectif minimum en dessous duquel il est recommandé de ne pas tirer d'individus. Une double flèche correspond à une variation (+ou-) d'environ le double de la stratégie optimale obtenue dans le graphique de référence (Fig 18.b), et une flèche triple représente une variation de plus du double.

	Modèle 2 meute-centré	Modèle 1 à 4 statuts
<b>Sensibilité à l'utilité</b>		
$\lambda^*$ ↗		$h^*$ : ↘ EMP : 0
$\lambda^*$ ↘		$h^*$ : ↗ EMP : 0
$M_{min}$ ↗		$h^*$ : 0 EMP : ↗
<b>Sensibilité aux paramètres démographiques et hypothèses</b>		
$\phi$ ↘	$h^*$ : ↘↘↘↘	$h^*$ : ↘
$\phi_a > \phi$ et $\phi_{na} < \phi$	$h^*$ : ↘	$h^*$ : 0
Etablissement en meute $p_{es} = p_{es} = 0.4$	$h^*$ : ↘↘	$h^*$ : ↘↘
Emigration	$h^*$ : ↘ $h^*$ : ↘↘↘↘ pour populations $N_d > N_p$	
<b>Incertitude</b>		
Environnementale et paramétrique	$h^*$ : 0	
+ Démographique et Contrôle	$h^*$ : ↘ EMP : ↗	

## CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

---

Cette thèse propose un cadre décisionnel pour la gestion et la conservation d'espèces rares et furtives, protégées par des accords réglementaires mais qui, dans un contexte social conflictuel, sont également soumises à des dérogations de tirs. Les grands carnivores et, en particulier le loup, sont d'excellents modèles pour développer et évaluer un tel cadre. En me basant sur le cas d'étude du loup en France, j'ai proposé une modélisation séquentielle d'un processus décisionnel, dans un contexte de fortes incertitudes. L'intégration des différentes sources d'incertitude à chaque étape de la prise de décision a constitué le fil directeur de cette thèse. Ces incertitudes sont présentes à chaque étape du processus et se traduisent dans la formalisation des objectifs à atteindre, à travers la détection partielle et hétérogène d'une population, à travers les variations de l'environnement, des propriétés intrinsèques à chaque individu, et enfin via le contrôle partiel des mesures de gestion.

## INCERTITUDES ET LIMITES DANS LA FORMALISATION DES OBJECTIFS

### CRITERE SUBJECTIF DE L'UTILITE

La formalisation des objectifs par la fonction d'utilité permet de hiérarchiser les préférences dont l'ordre dépend de ceux qui les dressent. Sa représentation est par conséquent subjective, à l'inverse du modèle démographique. Mes choix arbitraires de fonction d'utilité ont été guidés dans la vision d'un compromis entre une représentation qui puisse satisfaire les différentes catégories d'acteurs et une représentation qui reste suffisamment simple pour l'interprétation de la stratégie optimale. J'insiste sur le fait que cette thèse est un travail académique et que les fonctions ont été établies sans concertation avec les acteurs. Une réflexion plus approfondie d'une fonction d'utilité, impliquant l'ensemble des parties prenantes pourrait servir de fil conducteur aux instances décisionnaires gouvernementales. En sciences économiques et sociales, l'utilité mesure la satisfaction obtenue par la consommation, ou l'obtention, d'un bien ou d'un service (Samuelson 1937). Théoriquement, chaque individu devrait avoir sa propre fonction d'utilité. Tout d'abord, deux personnes ayant strictement les mêmes intérêts socio-économiques et écologiques (d'une même partie prenante) peuvent percevoir l'utilité différemment (Brun 2012). Les économistes utilisent souvent le terme d'utilité marginale, une définition qui prend en compte l'incertitude liée au comportement incertain des individus dans leur choix et les risques qu'ils prennent

## *Discussion*

(Samuelson 1937). Imaginons, par exemple, un éleveur qui préférerait vendre à bon marché un bélier reproducteur. Un autre éleveur préférerait prendre le risque (disons 1 chance sur 4) que cet animal soit consommé par le loup et qu'il soit remboursé à un prix 4 fois supérieur que s'il l'avait vendu intentionnellement. L'espérance de l'utilité des deux éleveurs est la même, si l'utilité est exprimée simplement en valeur monétaire, mais le choix de vendre ou d'être éventuellement remboursé varie d'un éleveur à l'autre. L'intérêt ici n'est pas de discuter si la prise de décision doit se baser sur le jugement subjectif de chaque individu (difficile à modéliser), mais seulement de reconnaître que la théorie de la décision se base sur l'utilité, un critère d'optimisation qui est par nature subjectif (Callicott et al. 1999 ; Runge et al. 2011 ; Martin et al 2010).

La première difficulté dans cette thèse a donc été de définir la forme de la fonction d'utilité. L'optimum reflète le statut de conservation de la population de loups le plus désirable, et les contraintes reflètent les statuts non désirables à l'égard des contraintes réglementaires relatives des espèces protégées. Les variations peuvent traduire les risques à prendre pour atteindre l'optimum ou les optima (Farquhar 1984). Ainsi, une fonction d'utilité linéaire sera considérée comme neutre (Article 4), une fonction concave est dite aversive au risque et une fonction convexe traduit ce qui s'appelle en économie une prime au risque (Walters & Hilborn 1978, Article 3). J'ai opté pour des fonctions quadratiques qui représentent une double aversion du risque. En d'autres termes, elle évite équitablement les risques que la population décline et que la population dépasse une certaine croissance annuelle. Il est toutefois possible que cette représentation ne satisfasse pas les autres parties prenantes du processus décisionnel (éleveurs, chasseurs, naturalistes...) auquel cas la flexibilité de la SDP peut prendre en compte une autre forme de la fonction d'utilité (Brun et al. 2012).

La théorie de la décision se retrouve donc face à un paradoxe. D'un côté, les objectifs multiples des acteurs concernés doivent être équitablement pris en compte (Runge et al. 2011 ; Converse et al. 2012). De l'autre, les conséquences (ici écologiques) des actions de gestion sur le système d'étude doivent être hiérarchisées dans un ordre de préférence (Allen & Gunderson 2011), ce qui en pratique implique souvent que certains intérêts soient préférables à d'autres (Conroy et al. 2008). Lorsque les objectifs réglementaires manquent de spécifications, il est parfois pertinent d'évaluer la sensibilité des stratégies de gestion au choix de la fonction d'utilité. Nous avons choisi d'examiner la sensibilité de la décision optimale à

## *Discussion*

notre appréciation des objectifs par une approche informelle en proposant trois fonctions d'utilités différentes. Nous avons ensuite exploré la robustesse dite locale de la fonction (Brun 2012) en faisant varier l'optimum et les contraintes sur l'une des trois fonctions qui nous semblait la plus proche des objectifs actuels des instances de décisions au travers du plan d'action et de gestion du loup. Nous avons trouvé qu'un changement du taux de croissance désiré ( $\lambda^*$ ) influençait surtout le taux de prélèvement et qu'un changement du nombre minimal de meutes désiré contraignait surtout le seuil d'abondance en deçà duquel aucun tir n'était préconisé. Ces résultats montrent la sensibilité de la décision à l'utilité et renforce ainsi l'importance de définir explicitement les objectifs le plus précisément possible.

## INCERTITUDE SEMANTIQUE

Beaucoup de cas d'étude de gestion/conservation des populations manquent d'explicitation dans leurs objectifs (Williams et al. 2011 ; Runge et al. 2011 ; Allen & Gunderson 2011), les études de conservation des grands carnivores ne faisant pas exception. Une raison viendrait d'une incompréhension des pratiques et du jargon politique par les scientifiques et les gestionnaires (Clark et al. 1996 ; Regan 2002). La question la plus importante que soulève cette incertitude sémantique est de savoir si des erreurs de traductions et d'interprétations affectent significativement la stratégie optimale (Regan 2002). Nous avons vu que l'incertitude sur l'interprétation de la dynamique du loup attendue par la Commission Européenne semble bénigne. Une augmentation du taux de croissance désiré ( $\lambda^*$ ) entraîne une diminution, de même amplitude, voire plus petite, des taux de prélèvements recommandés. Il serait donc non pas nécessaire mais sans doute bénéfique si la Commission Européenne apportait plus de précision sur la définition du statut de conservation favorable d'une espèce. Certes, ce statut signifie « que la dynamique de la population de l'espèce en question indique que cette espèce continue et est susceptible de continuer à long terme à constituer un élément viable... ». Mais, cela veut-il dire par exemple de maintenir une population en croissance stable, sans croissance, avec des phases occasionnelles de décroissance ?

Ainsi les objectifs érigés par la DH sont interprétés de différentes manières d'un pays signataire à l'autre (Darpö 2011 ; Michanek 2012). Par exemple, l'article 16 de la Directive Habitat, explicitant les conditions de dérogations de l'article 12 sur la protection des espèces classées dans l'annexe IV est traduite différemment d'un pays à l'autre. Concentrons-nous en

## *Discussion*

particulier sur le terme « taking » qui est correctement traduit par « la prise » en français, « la toma » en espagnol et « die Entnahme » en allemand. En suédois, ce mot a été traduit par « insamling » qui signifie « collection », un terme qui, selon Michaneck (2012), peut inclure la mise à mort. De manière intéressante, ce terme a été traduit par « cattura » en italien qui veut dire « capture ». L'article 12.1(a) de la Directive Habitat interdit strictement la capture (« capture ») et la mise à mort « killing » en distinguant explicitement ces deux actions. D'une manière générale, des traductions différentes ajoutent de la complexité au dossier de la gestion du loup en Europe (Michaneck 2012).

Il est important de souligner que le mot « taking » est, par nature, un terme vague pouvant être interprété différemment par des personnes d'une même nationalité (Darpö 2012). Ce terme inclut-il la capture d'individus ? Si oui, est-ce pour relâcher des individus qui occasionnent des dégâts importants dans une autre région absente de toute activité pastorale ? Ce terme signifie-t-il qu'il est possible de tuer des individus ? La plupart des gouvernements répondent positivement (Tableau 1) de manière justifiable (Michaneck 2012). En effet, la Directive Habitat porte encore plus à confusion puisque qu'elle utilise le même terme vague et général de « taking » pour des dérogations des espèces de l'annexe V qui ne sont pas strictement protégées. Cette interprétation directe de « taking » = « killing » faite dans de nombreux pays autorisant des mises à mort est en générale vue de manière unidirectionnelle sans positionner en parallèle de mesures de contrôle alternatives tel que, la stérilisation (Haight & Mech 1997) ou la translocation (Bradley et al. 2004). Ainsi les choix sémantiques d'interprétation de la Directive Habitat et la façon de poser ces choix de manière unilatérale ou multilatérale rendent la formalisation de la fonction d'utilité particulièrement difficile.

### CONVERSION DES OBJECTIFS MULTIDISCIPLINAIRES EN UNE UNITE COMMUNE

Nous avons vu dans le chapitre 1 que le bilan des coûts et des bénéfices liés à la présence du loup est difficile à établir du fait de plusieurs valeurs non marchandes qui entrent en jeu (valeurs récréatives, valeurs patrimoniales des habitats, valeur d'existence, voir [Maitre d'Hôtel, & Pelegrin 2012]). Dans ma thèse, je n'ai donc pas basé les fonctions d'utilité sur des objectifs socio-économiques. Lorsque la ressource étudiée à une valeur non marchande, une difficulté de la théorie de la décision consiste à convertir dans l'utilité les conséquences

## *Discussion*

écologiques, sociales et économiques sur une échelle commune. Pouvons-nous évaluer économiquement la présence loup ? Est-ce éthiquement acceptable ? Examinons les différentes approches qui pourraient répondre à la première question. Les analyses coûts / bénéfiques et analyses de rentabilité sont des méthodes issues des sciences économiques couramment appliquées pour déterminer, de manière informelle et préliminaire, comment allouer efficacement les financements d'un programme de conservation (Laycock 2009 ; Lindsey et al. 2005) ou comment exploiter sur le long terme une ressource naturelle (Hubbard & Nielsen 2005). Boman et al. (2003) ont conduit une analyse coûts-bénéfices de la recolonisation du loup en Suède. Ils ont trouvé que la distribution spatiale de l'espèce était le facteur le plus déterminant pour expliquer les coûts impartis au loup. Bostedt & Grahn (2008) ont évalué le coût économique de la prédation des grands carnivores sur les troupeaux d'ongulés domestiques et sauvages en Suède. Ils ont trouvé pour le loup un coût plus faible que celui du lynx et du glouton. Ils ont montré, en particulier, un coût économique très variable du loup sur la population d'élans, du fait de la forte capacité de dispersion de l'espèce et de son efficacité à chasser des grandes proies (Bostedt & Grahn 2008). Skonhoft (2006) a montré par une analyse coûts / bénéfiques que, selon la valeur sociale accordée au loup, les coûts de l'impact du loup sur la chasse à l'élan, très populaire en Scandinavie, pouvaient être compensés par les bénéfices qu'apporte le loup sur la diminution de la pression d'herbivorie des élans. Une limite de ces analyses, conduites dans des modèles dits bioéconomiques, est qu'elles font l'hypothèse forte d'un équilibre du système proies-prédateurs.

D'autres économistes et sociologues suggèrent de représenter les espèces protégées comme un bien public « bon » et / ou « mauvais » et de quantifier leur valeur économique par le consentement à payer pour leur conservation en Europe (Dahle et al. 1987 ; Bostedt 1999 ; Ericsson et al. 2007 et 2008 pour les grands carnivores). Cette évaluation utilitariste du rapport de l'homme à la nature a été avancée notamment par Randall & Stoll (1980) pour lesquels la valeur de la biodiversité doit être définie par la volonté des personnes à payer pour un bien ou un service que la biodiversité leur rend. Ce service est souvent symbolique lorsqu'il s'agit de grands carnivores (Ericsson et al. 2007). Les économistes peuvent procéder de deux façons. La première consiste à établir des marchés de substitution, par le biais de dépenses indirectes observables reflétant des préférences d'individus pour un certain type de biodiversité (Vivien 2012). Par exemple dans le cas du loup, il s'agirait de quantifier les recettes obtenues de l'écotourisme à travers le coût du transport, le prix des visites de parc zoologiques à loup, et toutes autres dépenses témoignant de la volonté des touristes à voir

## *Discussion*

l'espèce (Kiss 2004). L'autre façon d'appréhender ce consentement se ferait par la construction d'un marché expérimental à l'aide d'une enquête publique (Vivien 2012). Il existe plusieurs méthodes pour conduire ces enquêtes, telles que l'évaluation contingente (Ericsson et al. 2007 pour les gloutons) et l'expérience au choix (Bartczak 2012 pour le lynx). A ma connaissance, seules quelques études suédoises ont utilisé ces approches pour évaluer économiquement la présence du loup et son acceptation (Dahle et al. 1987 ; Boman & Bostedt 1994). Ils ont montré que l'opinion publique en Suède était favorable à la présence du loup mais qu'elle n'avait pas de préférences particulières quant au nombre d'individus qu'elle souhaitait voir présents sur leur territoire. De telles enquêtes socio-économiques pourraient être conduites en France pour mieux formaliser les objectifs à partir de l'appréciation de la conservation du loup par les différents acteurs. Il s'agirait d'interroger divers acteurs du dossier loup sur le montant maximal qu'ils seraient prêts à payer pour conserver l'espèce et sur le montant qu'ils seraient prêts à payer sur leurs impôts dans le cas où le statut de conservation du loup, énoncé par la Directive Habitat, ne serait plus respecté. Une limite opérationnelle d'une telle approche de consentement à payer, basée sur des entretiens, réside dans l'écart important entre la réponse des personnes interrogées et le montant réel que ces personnes sont prêtes à payer s'il leur était demandé de le faire réellement (N. Lescureux, communication personnelle).

Nous pouvons, maintenant, discuter de la seconde question qui porte sur l'éthique d'accorder une valeur économique à des entités non commerciales (Bostedt 2008). Certains scientifiques, soucieux de combiner des paradigmes d'écologie et d'économie restent sceptiques quant à l'utilisation opérationnelle de ces approches (Krutilla 1967 ; Khun 1970 ; Armsworth 2007). Selon Krutilla (1967), la plupart des approches coûts-bénéfices ou de consentement à payer manquent de perspectives éthiques puisqu'elles ne reconnaissent dans la diversité biologique que la valeur utilitaire qu'elle peut avoir pour les êtres humains. De nombreux scientifiques encouragent aujourd'hui à une reconnaissance de la valeur intrinsèque de la biodiversité, à savoir pour elle-même (Rappaport 1993 ; Wam 2009). Comment appréhender cette valeur bio-centrée de l'existence des espèces ? Peut-elle être monétaire dans une économie basée sur l'individualisme et l'anthropocentrisme (Wam 2009 ; Vivien 2012) ? Les biologistes ayant déjà bien du mal à rassembler leurs connaissances sur la biodiversité du fait de l'irréductible complexité du fonctionnement des écosystèmes, il est difficilement envisageable que le public perçoive correctement les différents niveaux d'existence de biodiversité et de leurs besoins de protection (Vivien 2012). Selon Wam



## *Discussion*

(2009), l'incommensurabilité des écosystèmes n'est pas un argument valable pour maintenir des approches réductionnistes et éviter toute tentative d'union des deux disciplines (économie et écologie). La modélisation étant en soit une abstraction du réel, les modèles bio-économiques ne prétendent pas résoudre ce problème d'incommensurabilité mais seulement d'intégrer, au mieux, les connaissances de chaque discipline (Wam 2009).

Face à la crise actuelle de la biodiversité, les décideurs sont de plus en plus enclins à intégrer les approches interdisciplinaires dans le processus décisionnel (McLain & Lee 1996 ; Allen & Gunderson 2011). Si les modèles bioéconomiques relient bien l'écologie à l'économie et les approches d'évaluation du consentement à payer connectent bien la sociologie et l'économie, l'écologie manque de modèles et de méthodes permettant de la connecter aux autres (Wam 2009). Le cadre de prise de décision structurée que j'ai proposé dans cette thèse se prête bien à de telles perspectives (Runge et al. 2011). Une perspective prometteuse consiste à définir, séparément, trois fonctions d'utilité : une propre aux objectifs écologiques de viabilité du loup, une autre utilité propre aux objectifs économiques et enfin, une utilité sociale. Il faudrait, ensuite, définir une utilité globale à partir d'une combinaison de ces trois fonctions (Arahamian et al. 2003 ; Brun 2009 ; Prévost & Rivot 2009). En France, le nombre d'attaques, le montant annuel des compensations et les coûts induits du soutien au pastoralisme sont connus et pourraient être intégrés dans la fonction d'utilité économique. Une option serait de définir une utilité économique simple visant à minimiser les dépenses totales de l'état (compensations, subventions pour la mise en place des mesures de prévention et tirs de prélèvement réunis) en fonction de deux variables qui seraient le nombre de quotas de tirs et le nombre d'attaques. L'optimum d'une telle utilité économique serait atteint pour une situation où aucun tir n'aurait lieu et aucune attaque sur troupeau ne serait occasionnée. L'utilité sociale pourrait se réaliser à travers le consentement à payer des protagonistes pour la conservation du loup et du consentement à supporter la présence du loup pour les détracteurs. Enfin, l'utilité écologique se baserait sur les mêmes variables de décision proposées dans cette thèse (taux de croissance et nombre de meutes). Il resterait alors le problème de comment pondérer ces 3 utilités. Une approche alternative est de convertir certains variables de décisions en contrainte. Par exemple assurer la croissance de la population de loup tout en contenant celle-ci afin que les dépenses des compensations (plus ou moins corrélées à la croissance de la population de loup) n'atteignent pas un certain seuil. Ceci permettrait de convertir des objectifs multidisciplinaires en un objectif singulier, sans avoir à comparer des variables d'unités différentes.

## COMMENT PLANIFIER UN PROTOCOLE DE SUIVI EN MINIMISANT LES INCERTITUDES ?

---

Le suivi du système d'étude est une étape essentielle à la prise de décision structurée. Le suivi est le processus de rassemblement d'information sur des variables d'états d'un système, pour inférer son statut dans le temps et l'espace (Nichols & Williams 2006 ; Yoccoz et al. 2001). Dans le chapitre 2, les modèles de CMR ajustés sur les données génétiques fournissent l'estimation des états (effectifs, nombre de meute) et du statut temporel (taux de croissance) indispensables pour l'évaluation du statut de conservation de l'espèce. Cette étape nous a permis de définir des indicateurs de gestion qui relient par un processus rétroactif l'utilité au modèle démographique. Nous avons vu que les méthodes non invasives, pratiques pour le suivi des grands carnivores, sont enclines à accumuler de l'incertitude dans l'estimation des paramètres. Il a donc été important de choisir un indicateur qui soit robuste aux différentes sources d'incertitude d'échantillonnage. De nombreuses études critiquent l'utilisation de seuil d'abondance minimal calculé des analyses de viabilité (Ludwig 1999 ; Coulson 2001; Reed 2003; Flather et al. 2011 ; Chapron et al. 2012). Ce « soit disant nombre magique » comme le qualifient Flather et al. (2011) est empreint de biais et a souvent une mauvaise précision, ce qui risque donc d'affecter les décisions de gestion (Flather et al. 2011). Le taux de croissance a été un bon candidat car il est précis et robuste à l'hétérogénéité individuelle de détection. Nous avons vu que, d'une manière générale, pour éviter les biais liés à l'HID il faut, soit avoir recours à la modélisation, soit adapter le suivi à la biologie de l'espèce. Le loup, de par sa nature sociale et sa grande capacité de dispersion, ne rend pas facile l'option d'adapter le suivi pour supprimer l'HID. Nous avons donc opté pour une approche de modélisation pour évaluer les états et les tendances de la population malgré la présence d'HID.

Il nous manque maintenant le statut spatial de l'espèce. Celui-ci est essentiel pour prédire les futurs foyers de prédation du loup et ainsi anticiper les attaques via la mise en place des mesures de prévention. Comment déterminer la distribution spatiale du loup en France ? Quelles sont les limites des protocoles de suivi et de la modélisation qui compliquent l'évaluation de son aire de répartition? La France a choisi d'asseoir sa stratégie de suivi de l'espèce sur la maximisation de la couverture spatiale de ce suivi, privilégiant ainsi les premières détections de nouveaux individus au détriment d'une mesure précise de la pression

## *Discussion*

d'observation. La taille et la répartition du réseau Loup-Lynx présentent de nombreux avantages, tant sur le plan des informations biologiques (vu la diversité des indices récoltés) que sur le plan participatif (vu la diversité socio-professionnelle des correspondants impliqués dans le réseau). Si la récolte opportuniste d'indices de présence est souvent la norme dans les suivis de grands carnivores, cette approche ne suit pas le schéma standard préconisé pour répondre à la question de l'aire de distribution (Nichols & Williams 2006). La première difficulté réside dans la distinction entre une vraie absence de l'espèce et une pseudo-absence ou la non-détection de l'espèce alors que celle-ci est présente. Les modèles de « patch occupancy » (MacKenzie 2005) permettent d'estimer la dynamique d'occupation spatiale en remédiant à ce problème. Pour cela, on utilise des répétitions de détection et de non-détection sur l'ensemble des sites de l'aire d'étude. Intuitivement, si une non-détection se répète plusieurs fois sur un site, elle peut s'interpréter comme l'absence de l'espèce avec une forte probabilité. Or, le suivi du loup en France renseigne principalement les présences. Une recommandation consisterait donc à encourager les correspondants à consigner avec précision les non-détections. Marucco (2009) a ainsi utilisé un modèle de patch-occupancy pour évaluer le processus de colonisation du loup dans la région piémontaise des Alpes de l'ouest en Italie. Elle a pu estimer un taux de colonisation et d'extinction locale de la population. Molinari-Jobin et al. (sous presse) ont évalué l'aire de répartition du lynx dans les Alpes, en utilisant entre autres des données du réseau loup-lynx de France et en faisant l'hypothèse que l'effort d'échantillonnage est tel que toutes les cellules considérées ont une probabilité non-nulle d'être échantillonnées (si cette hypothèse n'est pas respectée, l'occupation des « patchs » est surestimée). Les auteurs de cette étude, tout comme de nombreux autres (MacKenzie et al. 2005 ; Kéry et al. 2011), soulignent à juste titre l'importance de prendre en compte la détection partielle pour l'évaluation de l'aire de répartition d'une espèce. Nous rejoignons les avis de ces auteurs et soulignons également l'importance de valider les hypothèses sous-jacentes à ces modèles de présence-absence. Rappelons que ces modèles requièrent que chaque cellule soit échantillonnée et renseignée même lorsqu'aucun signe n'a été détecté. Il existe des approches alternatives qui modélisent l'aire de répartition d'espèces rares à large territoire en utilisant seulement l'information sur les présences, (ENFA, MADIFA ; voir par exemple Basille et al. 2008 ; Rolland et al. 2011 ; Falcucci et al. 2012) via une analyse factorielle de la niche environnementale de l'espèce. L'ENFA et la MADIFA ont été mises au point pour traiter des jeux de données de type disponibilité d'habitat / présence (Hirzel et al. 2002), qui sont de ce fait particulièrement adaptée aux espèces rares dont les absences sont,

## *Discussion*

peu ou mal, renseignées. L'utilisation de l'approche ENFA ou MADIFA pourrait permettre de dégager les facteurs du milieu expliquant la présence de l'espèce (présence de communes, densité de proies, distances à une voie ferrée ou routière, surface forestière, surface agricole, unité pastorale...) et ainsi de mieux prévoir les futures zones de colonisation. Par exemple, Falcucci et al. (2012) ont montré que, dans les surfaces représentant l'ensemble des zones Natura 2000 et aires protégées des Alpes, 47% des habitats sont hautement favorables pour le loup. Sur l'ensemble de la surface d'étude (près de 300000km<sup>2</sup>), il resterait plus de 10000 km<sup>2</sup> d'habitats favorables encore inoccupés. Cependant, ces analyses ne prennent pas en compte la connectivité entre les aires protégées. Déterminer les zones de passage d'individus, à l'intérieur de la matrice entre deux réserves, est pourtant très important en termes de gestion/conservation (Mladenoff et al. 1995). De plus, la variable densité de route est peu représentative de la perturbation anthropique, étant donné l'hétérogénéité spatiale des conflits, indépendante du niveau d'isolement (Ciucci et al. 2003). Ces études reconnaissent également leur manque de pouvoir prédictif du fait de la biologie même de l'espèce (au cours de sa dispersion, le loup peut traverser des zones non favorables). Il faut, en effet, garder à l'esprit que les approches ENFA et MADIFA et autres modèles de sélection de ressources (Boyce et al. 1999) ne sont performants que si auparavant une analyse exploratoire du processus de détection et de l'effort d'échantillonnage a permis de dégager des variables d'environnement et d'habitat explicatives de la distribution de l'espèce. Serait-il alors possible de dégager de telles variables cohérentes pour modéliser le processus de colonisation du loup en France? Des études ont déjà montré qu'il était très difficile de déterminer, à l'échelle régionale, des variables explicatives et non corrélées pour une espèce aussi généraliste que le loup (Mech 1970 ; Mladenoff 1995 ; Ciucci et al 2003). Ecologiquement parlant, les résultats que donnent ces modèles, sur une espèce comme le loup, sont donc généralement perçus comme peu instructifs (Mech & Boitani 2003).

Notons pour finir qu'une étude récente a comparé la performance de l'approche MADIFA par rapport au modèle de « patch-occupancy » pour représenter la distribution du lynx en France (Rolland et al. 2011). Les deux approches ont sélectionné les mêmes variables de préférence d'habitat du lynx. Les auteurs recommandent, si possible, l'utilisation des deux approches pour valider la robustesse des variables environnementales sélectionnées (Rolland et al. 2011).

## QUELLES ACTIONS, SOUS QUEL MODELE, POUR QUELLES PERSPECTIVES ?

---

### CIBLER LES ACTIONS SUR LE STATUT SOCIAL DES INDIVIDUS

Au cours de cette thèse, je me suis intéressée à évaluer les stratégies de tirs de prélèvement actuellement mises en place. Pour cela, j'ai déterminé la stratégie optimale des taux de prélèvements d'individus en meute. J'ai également déterminé la stratégie optimale s'appliquant lorsque les tirs sont effectués aléatoirement sur l'ensemble de la population. J'ai, ensuite, envisagé un dernier scénario de gestion visant uniquement à prélever les individus disperseurs. Jusqu'à présent, nous avons ciblé les actions sur l'ensemble de la population, sur les disperseurs seulement ou sur les résidents en meute. Les résultats des tirs ciblés uniquement sur les meutes étaient très semblables à ceux qui visaient l'ensemble de la population. Lorsque les tirs étaient ciblés uniquement sur les disperseurs, la stratégie optimale recommandait, par contre, des taux de prélèvement en général plus élevés que ceux dirigés sur des individus en meute. Nos résultats soulignent l'importance de prendre en compte la structure sociale et de cibler les actions en fonction de cette structure. Nous pourrions maintenant évaluer la stratégie optimale de prélèvement d'individus disperseurs et d'individus en meute, non pas séparément mais dans un même processus d'optimisation par programmation dynamique. Cibler les actions sur les quatre classes de statut social du modèle 1 apporterait des recommandations encore plus fines quant aux quotas à appliquer aux disperseurs, aux alphas, aux subordonnés et aux juvéniles. Cela reviendrait à considérer plusieurs variables d'actions, chacune d'entre elles associées, par exemple, à une classe sociale du modèle 1. Ces différents types d'actions, ciblés simultanément sur le statut social, permettraient de répondre à plusieurs questions : faut-il prélever proportionnellement plus de disperseurs que d'individus en meute ? Ne vaut-il pas mieux prélever des disperseurs qui ont souvent une probabilité de survie moindre que les individus alphas qui se reproduisent ? Les réponses à ces questions dépendront fortement des hypothèses du modèle démographique. En effet, nous nous attendons à observer des stratégies optimales différentes selon que le modèle suppose, ou non, que les meutes puissent éclater, à la suite de la mort d'un alpha (Haber 1996). Techniquement, nous pourrions contraindre la probabilité de dispersion à dépendre de la survie des dominants. Nous pourrions, à l'inverse, faire l'hypothèse que les subordonnés

## *Discussion*

peuvent prendre le statut d'alphas lorsque l'un d'entre eux a été tué (observation faite par Ghering et al. 2003). Nous insistons toutefois sur le fait qu'un tel modèle considérant une variable d'action ciblée par statut social augmenterait considérablement la complexité du processus d'optimisation – on parle du fléau de la dimensionnalité (« curse of dimensionality») (Schapauagh & Tyre 2012). En effet, la dimension de la PDS augmente, exponentiellement, avec le nombre de variables d'états (Nicol & Chadès 2011). Pour remédier à ce problème de dimensionnalité, nous pourrions implémenter les versions réduites du modèle 1 (Article 2).

### IMMIGRATION DES INDIVIDUS

La population étudiée, dans le cadre de cette thèse, est une sous partie de la population de loups des Alpes, celle qui colonise le territoire français. Or, les connexions démographiques englobent aussi les individus présents en Italie, ainsi qu'en Suisse (Falcucci et al. 2012). Le sujet principal de cette thèse étant d'évaluer les stratégies de gestion des loups en France, il m'a fallu représenter la dynamique de la sous population présente en France. Nous n'avons pas envisagé d'immigration possible dans les modèles démographiques. Or, selon les dires d'experts, il y aurait environ entre 1.5 et 2.5 individus par génération (i.e. tous les 4 à 5 ans) qui traversent la frontière franco-italienne et viennent s'installer en France (Fabbri et al. 2007 ; Marucco & McIntire 2010). Malgré tout, les immigrants sont présents dans le jeu de données génétiques français et l'estimation des paramètres démographiques par CMR n'est pas affectée par la présence de ces individus (à moins que la probabilité de survie de ces individus soit très différente des individus résidents). Des méthodes CMR plus avancées permettent d'estimer la probabilité d'immigration lorsqu'il est possible d'identifier les individus nouveaux nés lors du marquage (O'Hara, Lampila & Orell 2009). Dans le cas de données génétiques où il est impossible d'identifier l'âge des individus, la probabilité d'immigration peut être obtenue par une extension de la méthode de « robust design » (Nichols & Pollock 1990). Il est alors nécessaire que le jeu de données ait suffisamment d'occasions secondaires entre chaque année. Bien que les données loup en France aient été découpées en trimestres dans l'analyse de CMR, le peu d'informations obtenues en dehors de l'hiver ne permet pas d'appliquer un tel modèle. Une étude récente propose un modèle intégré pour estimer le taux d'immigration à partir de plusieurs types de données (comptages,

## *Discussion*

capture-recapture et données sur la fécondité) (Abadi et al. 2010). Malheureusement, nous ne disposons pas aujourd'hui des données nécessaires à l'implémentation d'une telle approche. Le hurlement provoqué informe des épisodes de reproduction mais ne renseigne pas sur la fécondité des individus. Les indices du suivi loup ne suffisent pas à implémenter un tel modèle.

L'important est de savoir si le fait d'avoir ignoré l'immigration dans le modèle démographique a pu influencer la décision. Si l'immigration était intégrée, elle inciterait à établir des recommandations de tirs moins conservatrices car les nouveaux arrivants serviraient alors de réservoir pour l'installation de futures meutes.

### DENSITE-DEPENDANCE

J'ai fait l'hypothèse que la population de loup dans les Alpes françaises, encore aujourd'hui en phase de colonisation (Duchamp et al. 2012), n'était pas limitée par la compétition intra-spécifique (ni pour l'exploitation des ressources trophiques, ni par interférence). Définir la capacité biotique d'une population de loups est un véritable défi étant donné la forte plasticité écologique de l'espèce et les grands déplacements qu'elle peut réaliser (Mech & Boitani 2003). L'étude de la population de loups dans le Wisconsin et le Michigan a montré, à l'aide de fonctions de sélection de ressources, que la densité maximale de la population variait de 0.58 à 1.35 individus tous les 100 km<sup>2</sup> (Mladenoff et al. 1995). Pour déterminer la densité maximale, les auteurs ont choisi de qualifier un habitat favorable lorsque la probabilité que celui-ci soit occupé est supérieure à 0.5. Les auteurs reconnaissent, cependant, qu'il est fort probable que des individus occupent des habitats, qualifiés par le modèle, non favorables (Mladenoff et al. 1995). Le modèle de densité dépendance construit par Miller et al. (2002) et calibré avec les mêmes données que celles utilisées par Mladenoff et al. (1995) a montré que le taux d'accroissement maximal, mais pas le temps d'atteinte à l'équilibre, était sensible à des variations de la capacité biotique (celles estimées par Mladenoff [1995]). Dans la population de loups du Yukon, en phase de recolonisation et entourée de populations sources, Hayes & Harestadt (2000) n'ont pas trouvé d'effets significatifs de densité dépendance sur la survie. Ils ont par contre trouvé un effet limitant de la dispersion sur le taux de croissance de la population et une corrélation entre le taux de dispersion et la taille de la meute. Mitchell et al. (2008) se sont plutôt intéressés à tester les effets de densité sur la reproduction de plusieurs populations de loups dans les Rocheuses du

## *Discussion*

nord des Etats-Unis. Ils n'ont pas trouvé d'effets significatifs de la densité totale de la population sur le succès reproducteur. Ils ont par contre mis en évidence l'effet positif de la taille de la meute sur les succès reproducteurs - hypothèse soutenue également par Harrington, Fritts et Mech (1983) – et ce d'autant plus lorsque la mortalité est fortement d'origine humaine et que le taux de croissance de la population est élevé. Une autre étude a montré, qu'il existait des effets de densité dépendance sur la taille des portées et que celle-ci augmentait jusqu'à une taille de meute de 8 individus puis diminuait au-delà (Stahler et al. 2012). Toutefois, cette étude portait sur la population du Yellowstone qui est quasi-stable et n'est soumise à aucune mortalité d'origine anthropique (Mitchell et al. 2008). Cette même étude a également mis en évidence des effets Allee se traduisant par une forte diminution du succès reproducteur en deçà d'un seuil critique de 3 individus en meute. Les conclusions, fortement contrastées d'une étude à l'autre, suggèrent que, du fait de la complexité de la biologie du loup et des facteurs externes qui entrent en jeu, il est difficile de déterminer les effets de densité dépendance (positive ou négative) sur la survie ou la reproduction de l'espèce.

A ma connaissance, très peu d'études de modélisation se sont intéressées à l'effet de variations des paramètres vitaux et des mécanismes de densité dépendance qui les régissent sur les scénarios de gestion du loup (Haight et al. 2002; Chapron et al. 2003 ; Nilsson et al. 2004 ; Bull et al. 2009). Ces rares études ont, toutes, été réalisées via des analyses de viabilité, qui, comme nous l'avons vu en introduction, présentent certaines limites. J'ai mis en avant le fait que la stratégie optimale de gestion d'une population de loup était sensible aux variations de la probabilité de survie et du succès à trouver un partenaire sexuel pour s'établir en meute. Nous aurions, sans doute, trouvé des différences importantes dans les recommandations de gestion, suite à des variations d'autres paramètres, comme la taille de portée ou la dispersion. Quant à la sensibilité de la décision aux effets de densité-dépendance, nous pourrions poser des hypothèses sur les variations de la dispersion, de la survie et de la reproduction en fonction de la taille des meutes (ces mécanismes rétroactifs agissant d'abord à l'échelle de la meute ; Stahler et al. 2012). La stratégie optimale de tirs de prélèvement changerait-elle de manière significative si la population venait à se stabiliser ? Une étude sur l'évaluation par programmation dynamique de la stratégie optimale de contrôle de populations théoriques a montré que des effets de densité dépendance négative sur la reproduction conduisaient à des stratégies moins conservatrices (Runge & Johnson 2002). Nous nous attendrions à obtenir les mêmes résultats si de tels effets densité-dépendant étaient intégrés



## *Discussion*

dans notre cadre décisionnel. Etant donné l'effet additif des tirs sur la mortalité totale des loups (Creel & Rotella 2010 ; Murray et al. 2010), et sachant que nous avons basé les objectifs sur le taux de croissance, toute mesure létale aurait tendance à relâcher la densité-dépendance et ainsi à augmenter le taux de croissance au-dessus de 1 (Mech 1995).

### INTERACTION PROIES-PREDATEURS

Les modèles démographiques implémentés dans le cadre décisionnel font l'hypothèse que la population de loups dans les Alpes Françaises n'est pas limitée par la richesse spécifique et l'abondance des proies. Il a pourtant été montré que la disponibilité des proies est l'un des facteurs limitant la densité de loups (avec la connectivité et la densité humaine ; Keith 1983 ; Fuller et al. 2003). Il serait donc important de considérer, dans l'avenir, les relations proies-prédateurs. Imaginons que la densité des proies dans les Alpes soit connue, nous pourrions intégrer, au modèle démographique, des interactions proies-prédateurs. Ces interactions pourraient refléter les différentes réponses fonctionnelles de l'abondance des proies au taux de prédation des loups (Messier 1994). La fonction de prédation pourrait être, soit de type II traduisant une croissance logarithmique du nombre de proies consommées en fonction de la densité de proies, soit une fonction de prédation logistique (type III, Gotelli 1995) traduisant l'hypothèse selon laquelle le loup changerait de proies lorsque l'abondance de sa proie principale deviendrait trop faible (Bergerud & Elliot 1998 ; voir néanmoins Sumanik 1987). Nous pourrions aussi ajouter une réponse numérique de l'abondance des loups en fonction de celles de ses proies (Messier 1994). Là encore, les scientifiques ne sont pas tous d'accord sur l'existence ni sur la forme de cette relation (Packard & Mech 1980 ; Mech & Boitani 2003). Un consensus sur la question de la relation loup-proies n'ayant pas encore été atteint - cette relation étant soumise à de nombreux facteurs biotiques et environnementaux - il serait d'autant plus intéressant de tester ces différentes formes de réponses et leur effet sur la décision.

Avant de considérer des interactions loup-multiples-proies, nous pourrions implémenter un processus décisionnel avec un modèle spatialement explicite, centré sur les ZPP, qui intégrerait une relation (linéaire ou non) entre la densité spatiale des loups et celle des ongulés domestiques. Pour rebondir sur les objectifs discutés dans la première section, nous pourrions alors considérer une fonction d'utilité visant à maximiser la croissance de la

## *Discussion*

population de loups, tout en minimisant le nombre de déprédations des brebis. Le modèle démographique ferait, dans un premier temps, l'hypothèse que les risques de déprédations augmenteraient avec la densité de loups et/ou la densité de brebis (e.g., Marucco & McIntire 2010). Si nous avons, ensuite, à disposition des données sur la densité des proies sauvages, nous pourrions intégrer cette variable dans l'estimation du risque de déprédation sur les ongulés domestiques (Espuno 2004). Il serait alors possible de coupler les mesures de prévention aux actions de tirs et de faire des recommandations spatialisées. Il faudrait également considérer une hypothèse supplémentaire, celle que le taux de déprédation baisse lorsque les mesures de protection sont appliquées (et ce, proportionnellement au nombre et au type de méthodes utilisées [Espuno 2004 ; Plisson et al. 2012]). Une telle approche permettrait d'apporter des réponses à des questions que se posent les gestionnaires : quelle est l'efficacité des tirs létaux et ciblés sur certains individus par rapport aux mesures de protection sur la prévention des attaques (Fritts 1982 ; Bjorgue & Gunson 1985 ; Bangs & Shivik 2001 ; Plisson 2012 ; Matiello et al. 2012)? Une fois de plus la réponse à une telle question varierait, sans doute, en fonction des hypothèses du modèle et devrait alors être mise à jour en fonction des données du suivi qui sont récoltées au fur et à mesure (voir section suivante). Un premier modèle pourrait faire l'hypothèse que les prélèvements diminueraient la densité locale de loups et indirectement, le taux de déprédation (Harper et al. 2008). Harper et al. (2008) ont montré que des tirs ciblés sur des mâles adultes (Linnell et al. 1999) ont permis de réduire significativement le nombre de déprédations. Plusieurs études ont montré que les méthodes létales, surtout lorsqu'elles ne sont pas dirigées vers des individus spécifiques (Haber 1996), permettent, très rarement et seulement temporairement, de réduire le nombre d'attaques. Par exemple, Bjorge & Gunson (1985) ont montré que les tirs ciblés sur des individus en dispersion d'une population de loups au Canada a réduit le nombre d'attaques sur le bétail pendant deux années jusqu'à ce que d'autres individus recolonisent la région. Une étude au Minnesota (Fritts et al. 1992) a montré que 34% des exploitations d'élevage situées dans la zone de prélèvement de loups ont reçu de nouvelles attaques en moins d'un an (voir aussi l'étude de Tompa et al. 1983 en Colombie Britannique). Par contre dans cette même étude, celle de Fritts et al. (1992), 23% des exploitations soumises à un même niveau d'attaques ont été de nouveau touchées dans les zones de non prélèvements (Fritts et al. 1992 cité dans Woodroffe et al. 2005). Enfin, Bradley et al. (2004) ont étudié l'effet de prélever des meutes entières s'installant dans la zone tampon du parc du Yellowstone. Dans 60% des cas, de nouvelles meutes se réinstallaient en moins d'un an dans les territoires des anciennes

## *Discussion*

meutes (Bradley et al. 2004). Ces résultats sont néanmoins difficilement comparables à la situation en Europe où les populations de loups sont beaucoup plus petites qu'aux Etats-Unis. Rappelons également que le zonage est le système de gestion le plus largement adopté aux Etats-Unis. Cette pratique se révèle plus ou moins efficace selon l'intensité du contrôle appliqué hors des zones de protection et selon la densité de loups à l'intérieur des zones de protection. La tendance générale montre que plus le taux de prélèvement est élevé et plus une exploitation est éloignée d'une zone de protection du loup, moins celle-ci a de risque de subir des attaques sur son bétail (Mech 1995).

Ces résultats montrent une fois de plus la complexité des réponses du prédateur aux mesures de gestion. Pour bien évaluer le risque de déprédation en France en réponse aux mesures de gestion, il faudrait tester plusieurs hypothèses concernant la durée de latence, avant la recolonisation de nouveaux individus, faisant suite aux tirs de prélèvements. Il faudrait prendre en compte l'ensemble des facteurs qui interagissent dans l'évaluation de l'effet des tirs sur les risques de déprédations. Par exemple, Il faudrait pouvoir distinguer l'effet des tirs mortels de celui de l'intensité de la présence humaine (Haper et al. 2008). La territorialité de l'espèce tient aussi un rôle important dans l'évaluation de ce risque. Haper et al. 2008 ont en effet montré que la probabilité d'attaque après prélèvement diminuait dans les zones inter-territoriales des meutes. De tels modèles apporteraient des réponses utiles pour l'apaisement du conflit, dans le cas où leurs prédictions pourraient être évaluées, chaque année, et comparées aux réponses observées sur le terrain, permettant ainsi d'adapter la stratégie de gestion optimale (Redpath et al. 2012).

---

## GESTION ADAPTATIVE

---

### DEFINITION

Cette revue des effets des mesures de gestion sur la population de loups et, indirectement, sur l'élevage peut se rassembler sous le terme d'incertitude structurelle. Cette incertitude traduit notre incapacité à prédire le comportement des systèmes étudiés. En biologie de la conservation, toutes les décisions se prennent dans l'incertitude, l'importance

## Discussion

est alors de réduire l'incertitude critique à la décision (Nichols & Williams 2006). Comment réduire cette incertitude ? Comment passer d'une hypothèse sur les effets d'une décision à une estimation de ces effets (Nichols et al 2012)? En théorie, la réponse qui fait aujourd'hui consensus au sein de la communauté scientifique se fait par le biais de la gestion adaptative (Holling 1978 ; Walters 1986 ; MacLain & Lee 1996 ; Williams et al 2009 ; Martin et al 2009 ; Fischer et al. 2011 ; Nichols et al. 2012 ; Redpath et al 2012).

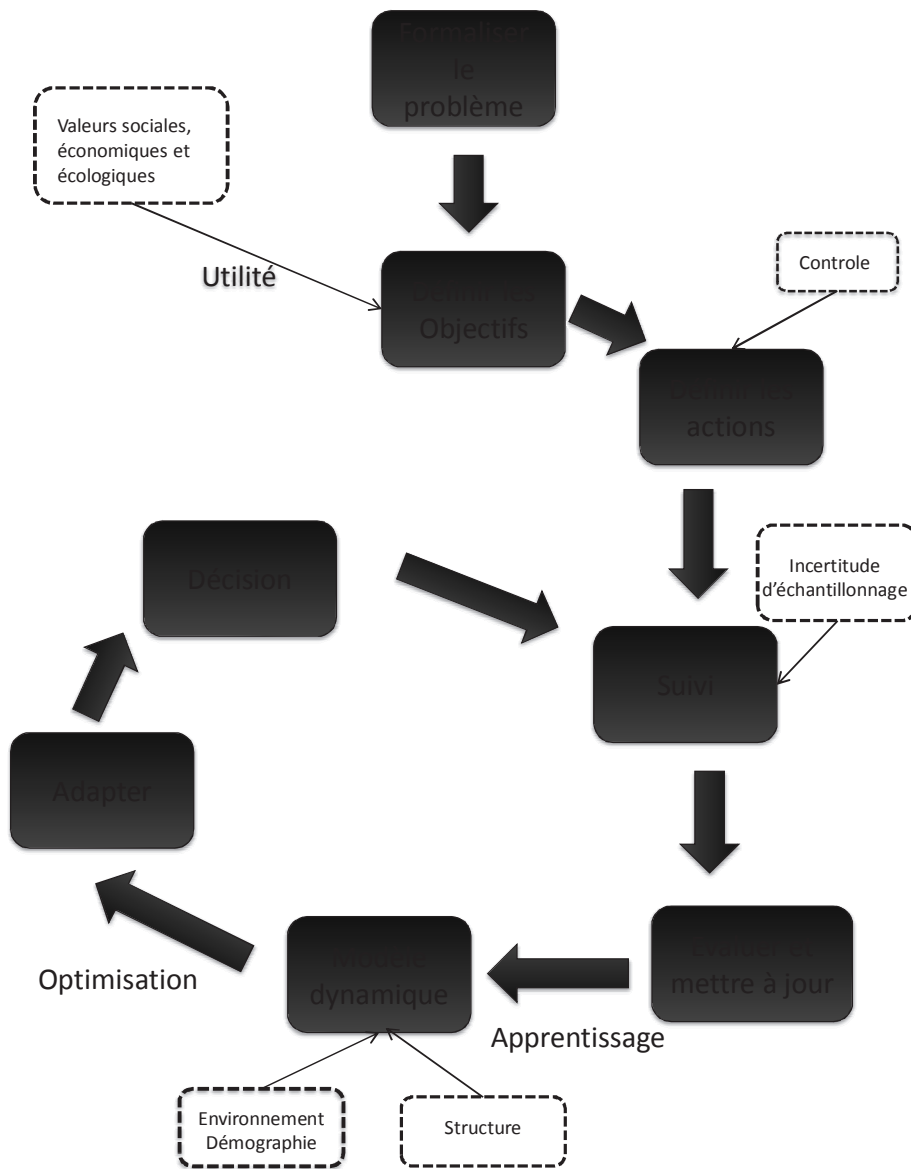
La gestion adaptative est une démarche d'apprentissage pour l'amélioration de la gestion, par la réduction de l'incertitude structurelle (Williams et al. 2009). Elle implique un processus de mise à jour de l'information *a priori*, via l'information contenue dans les données récoltées. Notons bien que l'intérêt premier de la gestion adaptative n'est pas de réduire l'incertitude par la mise à jour des prédictions des modèles, mais d'adapter rapidement les décisions grâce aux nouvelles connaissances acquises sur le fonctionnement du système (Runge et al. 2011). En d'autres termes, il s'agit d'une démarche qui vise à prendre une décision à partir des connaissances disponibles, en tenant compte de l'incertitude. Cette démarche est, sans doute, la plus efficace pour la conservation des espèces menacées pour laquelle il est nécessaire d'agir rapidement, même lorsque les causes des déclin sont mal connues (Nichols & Williams 2006). La gestion adaptative est une approche de la prise de décision structurée et pourrait être l'extension de la méthode d'optimisation que j'ai mise en œuvre dans cette thèse. Conceptuellement, elle passe par les mêmes étapes que celles décrites dans la Figure 1 de l'introduction (objectifs, actions, suivis, modèles, décisions). Elle ajoute, en plus, deux autres étapes qui bouclent ainsi le processus (Figure 24) :

- évaluer la performance d'une décision à partir du suivi pour remettre à jour la confiance sur chaque modèle ;
- adapter la décision future à partir de l'apprentissage, grâce aux données du suivi et de la révision de la stratégie de gestion (Runge et al. 2011).

Le suivi, défini dans un cadre de gestion adaptative, tient alors plusieurs rôles fondamentaux pour la prise de décision (Nichols et al. 2012). Le premier est celui de proposer des actions qui dépendent des états. Dans le cas de la gestion du loup en France, nous avons proposé des taux de prélèvements qui dépendent des effectifs estimés par CMR et de la structure de la population, approximée par la CMR et l'EMR. Le deuxième rôle du suivi est celui de valider, à l'aide des indicateurs de gestion (le taux de croissance et le nombre de meutes), que les objectifs ont bien été remplis (la flèche qui relie la case « décision » à la case « suivi » sur la

## *Discussion*

Figure 24). Enfin, le dernier rôle est d'apprendre comment un modèle prédit l'effet d'une action sur les états du système (la flèche qui relie la case « suivi » à la case « modèle » sur la Figure 24 ; Nichols et al. 2012). Techniquement, ce dernier rôle attribue, à chaque modèle, un poids caractérisant le niveau de confiance que nous lui accordons, quant à sa capacité à bien décrire le système étudié. Ces poids sont, ensuite, remis à jour à l'aide d'une comparaison des observations du suivi et des prédictions des modèles. Cette remise à jour utilise la formule de Bayes, en calculant la probabilité d'observer la population, dans un certain état, l'année suivante, sachant qu'une décision a été appliquée sous un certain modèle. En ce qui concerne l'étape de révision et d'adaptation de la stratégie de gestion, deux approches sont possibles. Dans le cas de la gestion adaptative passive, l'apprentissage est le sous-produit de l'évaluation de la décision. La gestion adaptative est, alors, une démarche séquentielle d'apprentissage par la modélisation pour adapter les décisions futures (Nichols et al. 2012). Les poids des modèles sont mis à jour à chaque pas de temps et la stratégie optimale recalculée. La gestion adaptative active requiert l'intégration des poids du modèle dans l'algorithme d'optimisation (Williams et al. 2009). En d'autres termes, le poids des modèles est intégré comme un vecteur faisant parti de l'espace d'état. Cette approche est connue sous le nom de dualité de contrôle car elle vise à établir un compromis entre les bénéfices de répondre à court terme aux objectifs et les bénéfices de l'apprentissage à long terme (Martin et al. 2009 ; McDonald-Madden *et al.* 2011).



**Figure 23** : Schéma représentatif de la gestion adaptative. Remarquons qu'il s'agit de la même représentation de la prise de décision structurée (Figure 1). Deux étapes y ont été ajoutées, l'évaluation de la décision à partir des données du suivi et l'adaptation de la stratégie pour améliorer la décision.

Dans le cas où le suivi du loup en France pourrait remplir les rôles énoncés ci-dessus, nous pourrions alors compléter l'approche, proposée dans cette thèse, par une mise à jour des prédictions des modèles exposés précédemment (effet de densité-dépendance, immigration, interactions proie-prédateurs) à partir des données observées. A l'heure actuelle, nous ne sommes pas en mesure d'évaluer directement l'effet des quotas de tirs, effectués chaque année, sur l'estimation du taux de croissance. Les analyses génétiques, suivies de la modélisation par CMR, aboutissent à des estimations avec plusieurs années de décalage (dernière mise à jour en 2007 ; voir annexe B). Notons tout de fois, qu'un tel retard n'empêcherait pas la mise en place d'un programme de gestion adaptative. Il faudrait alors être conscient que la mise à jour du poids des modèles se fait avec des données du passé.

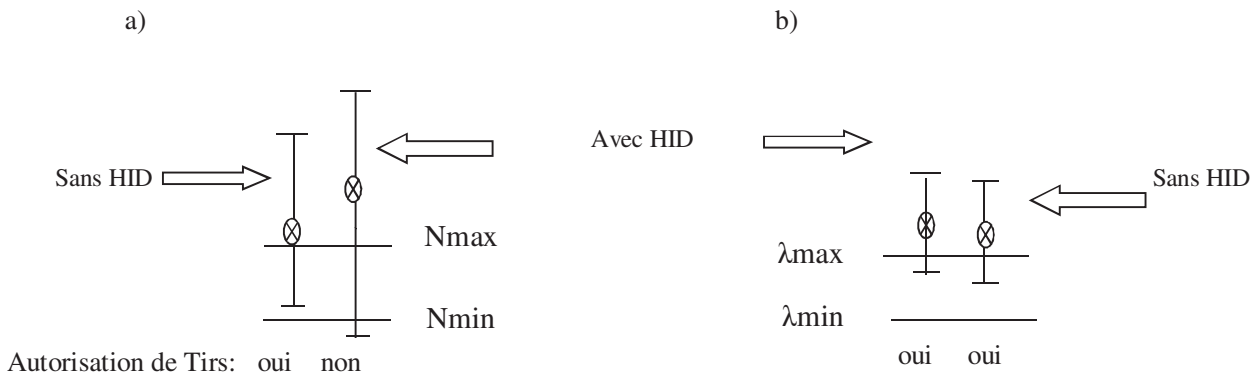
Notons que la gestion adaptative pourrait, également, être directement implémentée dans un modèle démographique, sans avoir recours à l'optimisation (Valey & Boyce 2004 ; Liberg et al. 2011 pour un exemple sur le loup). Une perspective consiste à implémenter un modèle intégré de la gestion et du suivi du système, dans un cadre d'inférence bayésienne (Johnson & Dorazio 2003 pour la restauration des paysages; pour Chee and Wintle 2010 pour le contrôle du kangourou *Macropus fuliginosus* ; Conroy et al. 2008 pour la conservation du dauphin d'hector *Cephalorhynchus hectori*). Une telle approche pourrait s'appliquer à notre cas d'étude et consisterait à ajuster des modèles aux effectifs estimés par CMR ( $N_{CMR}$ ). Un premier modèle tiendrait compte d'une erreur d'observation homogène entre les individus et un second modèle d'une erreur de détection hétérogène (HID voir Chapitre 2). Deux scénarios de gestion adaptative seraient à envisager, chacun d'eux comparant les deux modèles de CMR (avec ou sans hétérogénéité individuelle de détection). Le premier scénario proposerait un modèle de gestion centré sur le taux de croissance (estimé par le CMR, voir Article 1) en tant qu'indicateur de gestion, et l'objectif serait de maintenir ce taux de croissance dans une certaine fourchette (voir Chapitres 1 et 2). Le second scénario de gestion adaptative comparerait les deux modèles de CMR, avec et sans HID, et estimerait, cette fois, les effectifs (Cubaynes et al. 2011). Les objectifs seraient, eux aussi, définis sur les effectifs (Martin et al. 2010) et basés sur un seuil d'abondance minimal ainsi qu'un seuil maximal (comme dans l'Article 3).

## *Discussion*

Il s'agirait donc d'une étude pour tester la puissance de détection de tendances temporelles, en réponse à des mesures de conservation / gestion, selon que les états observés et les objectifs sont basés sur les effectifs ou le taux de croissance (voir Piedallu 2012 pour une étude préliminaire). La précision sur les effectifs, estimés dans les modèles avec hétérogénéité, étant plus grossière que celle sur l'estimation du taux de croissance, on s'attend à ce que l'utilisation de ce dernier montre certains effets sur les stratégies de gestion que l'utilisation des effectifs ne pourrait peut-être pas détecter (voir Figure 25). Cette étude apporterait une justification supplémentaire à l'utilisation du taux de croissance comme indicateur de gestion.



Discussion



**Figure 24** : L'évaluation des taux de prélèvement basé a) sur une fourchette d'effectifs b) une fourchette de taux de croissance. Les tirs seront autorisés si les moyennes (croix dans les cercles) prédites par le modèle dépassent le seuil maximal et si les intervalles de crédibilité (équivalents des intervalles de confiance dans un cadre bayésien, les barres sur la figure) ne dépassent pas le seuil minimal. Nous suspectons que le scénario de gestion basé sur le taux de croissance permettrait de mettre en place avec confiance des stratégies moins conservatrices que celui basé sur les effectifs.

La gestion adaptative a été appliquée à un large champ de domaines en biologie de la conservation (Wissmar and Bisson, 2003 pour la gestion des ripisylves ; Bergerud & Reed 1998 pour un exemple en sylviculture ; Nichols et al. 2007 pour une application cynégétique ; Hilborn, 1992 pour la pisciculture ; Holling et al. 1994 pour la gestion des parcs naturels). Le succès d'une telle approche dépend surtout du niveau d'incertitude, du risque et de la contrôlabilité du système (Figure 2). Intéressons-nous maintenant à l'intérêt de cette démarche pour la gestion des espèces protégées. Walsh et al. (2012) ont évalué, dans un cadre de prise de décision structurée, l'efficacité du contrôle du renard roux (*Vulpes vulpes*) par appâts empoisonnés pour la conservation du léipoa ocellé (*Leipoa ocellata*), un oiseau endémique de l'Australie. Le contrôle de la population de renard est aujourd'hui la seule mesure de gestion mise en place en Australie, bien que la fragmentation de l'habitat et les feux représentent également d'importantes menaces pour la conservation de l'espèce. Les auteurs se sont d'abord intéressés à évaluer l'investissement du contrôle de la population de renard sur la distribution spatiale de l'espèce en tenant compte des variables environnementales. Puis ils ont examiné la relation entre la carte des présences et absences du renard suite à son contrôle et les deux indicateurs de conservation du léipoa (nombre de couples reproducteurs et taux de croissance intra-site). De manière contre-intuitive, ils ont trouvé en moyenne une relation positive entre les sites de présence du renard et les sites de présence de couples reproducteurs de léipoa. Pour chaque site, cette relation pouvait changer en fonction du niveau d'investissement du contrôle, du nombre d'années après incendies et de la pluviométrie hivernale. A l'inverse, une autre étude de la même espèce de léipoa a montré, via une analyse de viabilité, un effet bénéfique du contrôle des renards sur la démographie de l'oiseau (Bode & Brennan 2011). Ces résultats contradictoires soulignent le besoin d'une étude expérimentale par gestion adaptative pour évaluer, fiablement, les effets du contrôle de la population de renards sur la conservation du léipoa (Nichols et al. 2012 ; Walsh 2012).

Le programme de conservation de la chouette tachetée (*Strix occidentalis*) aux Etats-Unis est un exemple des plus connus de gestion de conflit d'une espèce emblématique dont la conservation protège tout un écosystème menacé par la déforestation. Ce programme est un cas d'étude de conflit entre groupes d'acteurs au sujet de la faune sauvage, mettant en opposition de force des environnementalistes et des groupes industriels (Redpath et al. 2012).

## Discussion

Ce programme dit de gestion adaptative a été mis en place par l'université de Berkeley, les agences fédérales et les acteurs publics afin d'évaluer les risques d'extinction de l'espèce et de proposer des solutions. Dans un premier temps, une approche dite par le haut a permis de mettre en place des restrictions légales sur le nombre d'arbres coupés. Puis, l'approche dite par le bas a consisté à intégrer l'effort local pour augmenter l'abattage d'arbres (Satterfield 2002). La gestion adaptative est alors vue comme l'hybridation des deux approches. Elle a regroupé un collectif d'acteurs à la fois pragmatiques et représentatifs du conflit (« Sierra Nevada Adaptive Management project »). Chaque acteur donne son avis d'expert sur l'impact de la déforestation sur la chouette tâchetée et sa vision globale du problème. Malgré l'utilisation de la terminologie, ce programme n'est pas véritablement de la gestion adaptative dans le sens où l'avis des experts n'entrent pas comme information *a priori* dans la mise à jour des prédictions du modèle démographique pour adapter la décision (comme par exemple dans Conroy et al. 2008 ou Khunert et al. 2010). Coupler cette démarche de gestion par le haut et gestion par le bas à de la véritable gestion adaptative qui mettrait à jour l'information et l'utiliserait pour prendre adapter les décisions, serait sans doute une solution prometteuse pour l'aboutissement d'une stratégie « gagnant-gagnant » ou à des compromis acceptables si cette dernière est impossible (Redpath 2012).

Dans le cas du loup en France, la gestion par le haut se traduirait par l'interdiction par la Directive Habitat et les autorités étatiques de tuer, capturer, déranger ou détruire l'habitat des loups. L'approche par le bas peut être vue comme l'ensemble des objectifs à l'échelle préfectorale et le besoin d'autonomie des acteurs locaux dans la gestion du problème de prédation du loup sur le cheptel (Mounet et al. 2007). Resterait à implémenter l'approche intermédiaire de gestion adaptative pour l'apaisement du conflit entre acteurs sur la question du loup.

---

## CONCLUSION GENERALE

---

Les objectifs concernant la gestion du loup en France sont sujets à controverses et divergent entre les acteurs. La Commission Européenne demande que la prise de décision se déroule dans le cadre de la Directive Habitat qui vise à assurer le statut de conservation favorable de l'espèce. Les objectifs, à l'échelle préfectorale, sont plutôt d'ordre socio-économique et prévoient des dérogations de tirs d'individus pour minimiser l'impact du loup sur les cheptels domestiques et soulager la pression sociale. Prendre une mauvaise décision

## *Discussion*

de gestion pourrait entraîner de graves conséquences, telle que l'extinction locale de l'espèce ou l'aggravement de la prédation du loup sur le cheptel. Je propose, dans ce travail, un cadre de prise de décision structurée pour aider à la prise de décision par les gestionnaires confrontés à plusieurs difficultés. Parmi ces difficultés, on trouve surtout celle d'évaluer le statut de conservation d'une espèce rare et discrète et celle de comprendre et prédire les conséquences d'une régulation létale de la population de loups sur sa dynamique et sa structure sociale. A l'aide de la Programmation Dynamique Stochastique, j'ai proposé une stratégie de gestion optimale du loup qui maximise les chances que la croissance de la population se maintienne entre différents seuils. Il est bien évident que le cadre que je propose ici n'a pas la prétention de résoudre définitivement les conflits autour du loup. J'espère, néanmoins, qu'il apporte des éléments pour y répondre.

Si les grands carnivores survivent aujourd'hui, c'est parce que nos sociétés ont choisi d'établir des lois pour les protéger. Mais l'homme peut, à tout moment, abroger ces lois lorsqu'elles deviennent gênantes pour le bien-être social, la croissance économique ou pour toute autre raison (Broszimmer 2002). Ces derniers milliers d'années sont le récit d'une guerre entre l'homme et la grande faune. Aujourd'hui, l'émergence d'une éthique de la biodiversité permettrait-elle de basculer d'une gestion de la nature pour les activités humaines vers une gestion des activités humaines pour la nature (Arlettaz et al. 2011) ? Selon Aldo Leopold (1993) « Conservation is a state of harmony between men and land... that is to say, you cannot love game and hate predators; you cannot conserve the waters and waste the ranges; you cannot build the forest and mine the farm. The land is one organism ». Cela veut dire que préserver l'environnement implique de changer nos modes de vies et de pensées.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- 
- 
- Abadi, F., Gimenez, O., Ullrich, B., Arlettaz, R. & Schaub, M. (2010) Estimation of immigration rate using integrated population modeling. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 393–400
- Alleau, J. (2001) *Garder ses distances : une histoire des relations homme-loup dans les Alpes occidentales (16e-18e siècle)*, thèse de doctorat sous la direction de Jean-Marc Moriceau, Centre de Recherche d'Histoire Quantitative
- Allen, C.R., & Gunderson, L.,H. (2011) Pathology and failure in the design and implementation of adaptive management. *Journal of Environmental Management*, **92**, 1379–1384.
- Aprahamian, M.,W., Martin Smith, K., Mc Ginnity, P., McKelvey, S. & Taylor, J. (2003) Restocking of salmonids — opportunities and limitations. *Fisheries Research*, **62**, 211-227.
- Arlettaz, R., G. Chapron, et al. (2011). “Active scepticism must drive biodiversity conservation science.” *Trends in Ecology & Evolution* **26**(8): 379-380.
- Armsworth, P.,R., Chan, K.,M.,A., Daily, G.,C., Ehrlich, P.,R., Kremen, C., Ricketts, T.,H. & Sanjayan, M.,A. (2007) Ecosystem-service science and the way forward for conservation. *Conservation Biology*, **21**, 1383–1384.
- Arthur & Shanker (2010) Olive and Green: Shades of conflict between turtles and fishers in India *Current Conservation*, **4,4**.
- Asheim, L.J. & Myrsetrud, I. (2004) Economic impact of protected large carnivores on sheep farming in Norway. *Sheep and Goat Research Journal*, **19**, 89–96.
- Ballard, W.B., Whitman, J.S., and Gardner, C.L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monograph*. No. 98.
- Bangs, E. & Shivik, J. (2001) Managing wolf conflict with livestock in the Northwestern United States. *Carnivore Damage Prevention News*, **3**, 2-5.
- Bartczak, A.,Chilton, S. & Meyerhoff, J. (2012) The impact of individual risk preferences on choices and values: an application to threatened lynx populations in Poland. *University of Warsaw, Faculty of Economic Sciences, Warsaw Ecological Economics Center, ul. Długa*
- Barja I, Silván G, & Illera JC. (2008). Relationships between sex and stress hormone levels in feces and marking behavior in a wild population of Iberian wolves (*Canis lupus signatus*). *Journal of Chemical Ecology*, **34**, 697-701
- Basille, M., Calenge, C., Marboutin, E., Andersen, R. & Gaillard, J., M. (2008). Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* **211**, 233-240.
- Bateman, P., W. & Fleming, P., A. (2012) Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, **287**, 1–23.
- Bath, A. (2005) *Seminar on transboundary management of large carnivore populations*. Council of Europe, Brussels, Belgium.

<https://wcd.coe.int/com.instranet.InstraServlet?command=com.instranet.CmdBlobGet&InstranetImage=1303798&SecMode=1&DocId=1438416&Usage=2>

- Baxter, P., W., J. & Possingham, H., P. (2011) Optimizing search strategies for invasive pests: learn before you leap. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 86–95.
- Becker, L. (2011) *Étude du relâcher de loups (Canis lupus lupus) en Russie : méthodes d'élevage, modélisation d'habitat, dispersion et survie*. Thèses de doctorat, Université de Strasbourg.
- Beier, P. (1991). Cougar attacks on humans in the United States and Canada. *Wildlife Society Bulletin* **19**, 403–412.
- Bellman, R. (1957) *Dynamic Programming* ( eds. Princeton University Press), Princeton.
- Benhammou, F. (2003) Les grands prédateurs contre l'environnement : faux enjeux pastoraux et débat sur l'aménagement des territoires de montagne. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, **48**, 5-12.
- Benhammou, F. (2007) *Crier au loup pour avoir la peau de l'ours. Une géopolitique locale de l'environnement à travers la gestion de la conservation des grands prédateurs en France*. Thèse AgroParitech, directeurs Laurent Mermet et Pierre Grenand.
- Berger, J., O. (1985) *Statistical decision theory and Bayesian analysis*.( eds. Springer-Verlag), pp. 641, New York, USA.
- Bergerud, A., T. & Elliot, J., P. (1998) Wolf predation in a multiple-ungulate system in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 1551-1569.
- Bergerud, W., A. & Reed W., J. (1998) Bayesian Statistical Methods. *Statistical Methods for Adaptive Management Studies* (eds. Sit V. & Taylor B.), pp. 89–104. B.C. Ministry of Forests, Forestry Division Services Branch Victoria, B.C, Canada.
- Bilyeu, D., M., Cooper, D., J. & Hobbs, N., T. ( 2008). Water tables constrain height recovery of willow on Yellowstone's northern range. *Ecological Applications*, **18**, pp. 80-92
- Bischof, R. & Swenson, J. (2012) Linking noninvasive genetic sampling and traditional monitoring to aid management of a trans-border carnivore population. *Ecological Applications*, **22**, 361-373.
- Bjorge, R., R. & Gunson, J., R. (1985) Evaluation of wolf control to reduce cattle predation in Alberta. *Journal of Range Management*, **38**, 481–483.
- Blanc, L., Marboutin, E., Gatti, S. & Gimenez, O. (2012) Abundance of rare and elusive species: empirical investigation of closed versus spatially explicit capture–recapture models with lynx as a case study. *Journal of Wildlife management*, doi: 10.1002/jwmg.453
- Blanco, J., C. & Cortès, Y. (2007) Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology*, **273**, 114-124.
- Bobbé, S. ( 2000) Les nouvelles cultures du sauvage ou la quête de l'objet manquant. *Ruralia*, **7**, 159-176.
- Bode, M. & Brennan, K., E., C. (2011) Using population viability analysis to guide research and conservation actions for Australia's threatened malleefowl *Leipoa ocellata*. *Oryx* **45**, 513–521.

- Boitani, L. (2000) Action plan for the conservation of wolves in Europe. *Nature & Environment*, **113**. (ed.Council of Europe Publishing).
- Boitani, L. & Powell, R. (2012) *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (ed.Techniques in Ecology and Conservation), pp. 528, London.
- Boman, M., Bostedt, G. & Persson, J. ( 2003) The bioeconomics of the spatial distribution of an endangered species: the case of the swedish wolf population. *Journal of Bioeconomics*, **5**, 55–74.
- Bostedt, G. (1999) Wild predators in Sweden as public goods and public bads: allocations and incentives. *Environmental and Resources Economics*, **13**, 59–73.
- Bostedt, G., & Grahn, P. (2008) Estimating cost functions for the four large carnivores in Sweden. *Ecological Economics*, **68**, 517–524.
- Boulanger, J., McLellan, B.,N. & al. (2004). Sampling design and bias in DNA-based capture-mark-recapture population and density estimates of grizzly bears. *Journal of Wildlife Management* **68**, 457-469.
- Boulanger, J., Kendall, K.,C., Stetz, J.,C., Roon, D.,A., Waits, L.,P. & Paetkau, D. (2008) Multiple data sources improve DNA-based mark-recapture estimates of grizzly bears. *Ecological Applications*, **18**, 577-589.
- Boyce, M.,S. (1993) *Predicting the consequences of wolf recovery to ungulates in Yellowstone National Park*. (eds. Ecological Issues on Reintroducing Wolves into Yellowstone National Park), pp. 234–269 , Cook RS, Denver (CO) National Park Service. NPS/NRYELL/NRSM-93/22.
- Boyce, M., S. & McDonald, L., L. (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology and Evolution*, 268–272.
- Boyd, D., K., P. ,C., Paquet, S., Donelon, R., R., Ream, D., Pletscher,H. & White,C.,C. (1995) *Transboundary movements of a colonizing wolf population in the Rocky Mountains*, pp 135–140 ( eds. Carbyn, L.,N., Fritts,S.,H. & Seip,D.,R.). Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta,Canada.
- Bradley, E., H. (2004) *An evaluation of wolf–livestock conflicts and management in the northwestern United States*. Thesis, University of Montana, Missoula, USA.
- Bradley, E. H., & D. H. Pletscher. (2005). Assessing factors related to wolf depredation of cattle in fenced pastures in Montana and Idaho. *Wildlife Society Bulletin*, **33**,1256–1265.
- Braut, S. & Caswell, H. (1993) Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology*, **74**, 1444–1454.
- 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., (2008). The effects of breeder loss on wolves. *Wildlife Management*, **72**, 89–98.
- Breitenmoser, U. (1998) Large predators in the Alps: the fall and rise of man’s competitors. *Biological Conservation*, **83**, 279–289.



- Brosimmer, F., J. (2002) *Ecocide: A Short History of the Mass Extinction of Species*. ( eds.Pluto Press), London.
- Brown, J., . L. (1982) Optimal group size in territorial animals. *Journal of Theoretical Biology*. **95**, 793-810.
- Brown, J.,H., & McDonald, W. (1995) Livestock grazing and conservation on Southwestern rangelands. *Conservation Biology*, **9**,1644–1647.
- Brun, M. (2011) *Aide à la décision pour la conservation des populations de saumon Atlantique (Salmo salar)*. Thèse de l'Université de Pau et des pays de l'Adour.
- Brussard, P., F., Murphy, D., D. & Tracy, C., R. (1994) Cattle and conservation-another view. *Conservation Biology*, **8**, 919-921.
- Buckland, S., T., Anderson, D., R., Burnham, K.,P., Laake, J.,L., Borchers, D.,L., Thomas, L. (2004) *Advanced Distance Sampling*. (eds. Oxford University Press)
- Bull, J., Nilsen, E.,B., Mysterud, A. & Milner-Gulland E. ,J. (2009) Survival on the Border: A Population Model to Evaluate Management Options for Norway's Wolves *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, **15**, 412-424
- Buoro, M., Prevost, E. & Gimenez,O. (2011) Investigating evolutionary trade-offs in wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) : incorporating detection probabilities and individual heterogeneity. *Evolution*, **66**, 996-1009
- Burnham, K., P. & D., R. & Anderson ( 2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* ( eds. Springer-Verlag), New York, New York, USA.
- Calenge, C. (2010) L'analyse exploratoire de la distribution des indices de présence du loup en 2008
- Callicott, J.B., Crowde, L., B. & Mumford, K. (1999) Current normative concepts in conservation. *Conservation Biology*, **13**, 22–35.
- Camarra, J., J. (1992) *Monitoring techniques of small bear populations: application in the Pyrénées Mountains*. IX International Bear Conference, Grenoble.
- Canard, E., Mouquet, N., Marescot, L., Gaston, J., Gravel, D.& Mouillot, D. (2012) Emergence of Structural Patterns in Neutral Trophic Networks, *PLoS One*, **8**, e38295
- Carbonnaux, S. (2008) *Quelques conséquences de l'élevage pour la nature et l'environnement humain*. L'élevage est aussi la source, et ce depuis l'aube des temps néolithiques, d'épizooties, qui connaissent un regain extraordinaire ces dernières années. Extrait du Rapport historique et prospectif sur la protection de l'ours dans les Pyrénées (FERUS)
- Carothers, A., D. (1973) The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics*, **29**, 79–100.
- Carroll, C., Phillips, M.,K., Schumaker, N.,H.& Smith, D.,W. ( 2003) Impacts of landscape change on wolf restoration success: planning a reintroduction program using dynamic spatial models. *Conservation Biology*, **17**, 536–548.
- Carroll, C. & Miquelle, D.G. (2006) Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: the role of protected areas and landscape matrix in population persistence. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1056–1068.

- Casale, P., Mazaris, A., D., Freggi, D., Basso, R. & Argano, R. (2007) Survival probabilities of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) estimated from capture-mark-recapture data in the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, **71**, 365-372.
- Cash, D., W. & Moser, S., C. (2000) Linking global and local scales: designing dynamic assessment and management processes? *Global Environmental Change*, **10**, 109-120.
- Caswell, H., Fujiwara, M., & Brault, S. (1999) Declining survival probability threatens the North Atlantic right whale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 3308–3313.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models* (eds. Sinauer Associates), Sunderland, MA, USA. 429-438.
- Chadès, I., McDonald-Madden, E., McCarthy, M., A., Wintle, B., Linkie, M. & Possingham, H. (2008) When to stop managing or surveying cryptic threatened species? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 13936–13940.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferriere, R., Clobert, J., & Haight, R.G. (2003) Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in Western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 575–587
- Chapron, G., Wielgus, R., Quenette, P., Y. & Camarra, J., J. (2009) Diagnosing Mechanisms of Decline and Planning for Recovery of an Endangered Brown Bear (*Ursus arctos*) Population. *PLOS ONE*, **4**, e7568.
- Chevallier, C., Crochet, P., A., Vincent-Martin, N., Ravayrol, A. & Besnard, A. (2012) Use of mixture models to characterize site quality in philopatric animals: a case study with Bonelli's eagle. *Animal Conservation* DOI: 10.1111/j.1469-1795.2012.00584.x
- Chapron, G., Andrén, H., Sand, H. & Liberg, O. (2012). Demographic Viability of Scandinavian wolf population. *En ny rovdjursförvaltning. Miljö och jordbruksutskottets betänkande, Sverige* MJU8:2009/10.
- Ciucci, P., Masi, M. & Boitani, L. (2003) Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography*, **26**, 223–235.
- Chee, Y., E. & Wintle, B., A. (2010) Linking modelling, monitoring and management: an integrated approach to controlling overabundant wildlife. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1169–1178
- Clark, C.W. & Mangel, M. (2000) *Dynamic state variable models in ecology: methods and applications* (eds. Oxford University Press), Oxford, UK
- Clark, J. D., F. T. van Manen, & M. R. Pelton. (2005). Bait stations, hard mast, and black bear population growth in Great Smoky Mountains National Park. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 1633–1640.
- Cohen, J., E., Briand, F. & Newman, C., M. (1990) *Community food webs: data and theory* (eds. Springer-Verlag) New York.
- Connell, J., H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-10

- Conner, M.,M., Jaeger, M.,M., Weller, T.,J. & McCullough, D.,R. (1998) Effect of coyote removal on sheep depredation in northern California. *Journal of Wildlife Management*, **62** (2), 690–699.
- Conroy, M., J., Barker, R.,J., Dillingham, P.,W., Fletcher, D., Gormley, A.,M., & Westbrooke, I.,M. (2008) Application of decision theory to conservation management: recovery of Hector’s dolphin. *Wildlife Research*, **35**, 93–102.
- Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Fauna and Flora (1973) (Entered into force, July 1, 1975).
- Converse, S., J., Moore, C., T., Folk, M., J. & Runge, M., C. (2012) A matter of tradeoffs: Reintroduction as a multiple objective decision. *The Journal of Wildlife Management*, doi: 10.1002/jwmg.472
- Čop J. and Frkovič A. 1998. The Re-introduction of the Lynx in Slovenia and its Present Status in Slovenia and Croatia. *Hystrix*, **10**, 65-76.
- Cormack, R., M. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, **51**
- Coulson, T. & al. (2001) The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 219-221.
- Courtney, S., J. Blakesley, R., Bigley, M., Cody, J., Dumbacher, R., Fleischer, A., B., Franklin, J., Franklin, R., Gutiérrez, J., Marzluff, & Sztukowski, L. (2004) *Scientific Evaluation of the Status of the Northern Spotted Owl*. Sustainable Ecosystems Institute, Portland, Oregon.
- Cozza, K., Fico, R., Battistini, M., L. & Rogers, E. (1996) The damage conservation interface illustrated by predation on domestic livestock in central Italy. *Biological Conservation*, **78**, 329–336.
- Creel, S., Spong, G. & al. (2003) Population size estimation in Yellowstone wolves with error-prone noninvasive microsatellite genotypes. *Molecular Ecology* **12**(7): 2003-2009.
- Creel, S. & Rotella, J. J. (2010) Meta-Analysis of relationships between human offtake, total mortality and population dynamics of gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS ONE* **5**, 12918.
- Creel, S. & Creel, N., M. (1996) Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology*, **10**, 526–538.
- Crouse, D.,T., Crowder, L.,B., Caswell, H. (1987). A stage-based population model for the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) and implications for conservation. *Ecology*, **68**, 1412–1423.
- Cubaynes, S., R., Pradel, R., Choquet, C., Duchamp, J., M., Gaillard, J.,D., Lebreton, E., Marboutin, C., Miquel, A., Reboulet, M., Poillot, C., Taberlet, P. & Gimenez, O. (2010) Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology*, **24**, 621–626.
- Cubaynes, S. (2008) *Estimer l’effectif des populations difficilement observables : le cas de la recolonisation du loup (Canis lupus) dans les Alpes françaises*. (Gimenez, O. & Gaillard, J.,M.), Stage M2 recherche, Lyon.
- Curtin, C., G. (1995) Grazing and advocacy. *Conservation Biology*, **9**, 233.

- Darpö, J. (2011) Brussels Advocates Swedish Grey Wolves. On the encounter between species protection according to Union law and the Swedish wolf policy. *SIEPS Policy Analysis*, **8**, available in full text on [www.jandarpö.se](http://www.jandarpö.se) /In English.
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. ( eds.Oxford University Press)
- De Beaufort, F. (1987) Le loup en France: éléments d'écologie historique. In *Encyclopédie des carnivores de France: espèces sauvages ou errantes indigènes ou introduites en métropole et dans les DOM-TOM*, ( eds. Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères),vol.1
- Decker, D., J., Jacobson, C., A., & Brown, T. ,L. (2006) Situation-specific “impact dependency” as a determinant of management acceptability: insights from wolf and grizzly bear management in Alaska. *Wildlife Society Bulletin*, **34**, 426-432.
- DeCesare N, Hebblewhite M, Robinson H, & Musiani M (2010). Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation*, **13**, 353–362
- Degeorges, P. & Nouchy, A. (2004) Le loup, une affaire d'Etat. *Cahiers du PROSES*, Sciences Po, Paris, **9**, 27.
- Devineau, O., Choquet,R. & Lebreton, J.,D. ( 2006) Planning capture–recapture studies: straightforward precision, bias, and power calculations. *Wildlife Society Bulletin*, **34**, 1028–1035.
- Doak, D. F., K. Gross, and W. F. Morris. 2005. Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses. *Ecology*, **86**,1154–1163.
- Dorazio, R., M. & Johnson, F., A. (2003) Bayesian inference and decision theory – a framework for decision making in natural resource management. *Ecological Applications*, **13**, 556–563.
- Dorazio, R. & Royle, J. (2003) Mixture models for estimating the size of a closed population when capture rates vary among individuals. *Biometrics*, 351–364.
- Dounias, E., De Visscher, M.,N.& Clouvel, P. (2011) *Les sociétés à agriculture de subsistance face au changement climatique. Adaptation au changement climatique de l'agriculture et des écosystèmes anthropisés* ( Eds. Soussana J., F. & Lebonvallet, S.) Quae, Versailles.
- Duchamp, C., Genevey, V., Favier, F. &Lacour, N. (2004) *Le retour du loup dans les Alpes françaises*. Rapport final du programme Life loup, juillet 1999-mars 2004, MEDD, Life, 95.
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P. E., Leonard, Y., Moris, P., Bataille, A., Dahier, T., Delacour, G., Millisher, G., Miquel, C., Poillot, C. & Marboutin, E. (2012) Wolf monitoring in France: a dual frame process to survey time-and space-related changes in the population. *Italian Journal of Zoology*, **23**, 1825–5272.
- Eggert, L. S., et al. (2003) Estimating population sizes for elusive animals: the forest elephants of Kakum National Park, Ghana. *Molecular Ecology*, **12**(6), 1389-1402.
- Ellison, L. (1960) Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Botanical Review*, **26**, 1-78
- Ericsson, G., Kindberg, J. & Bostedt, G. (2007) Willingness to pay (WTP) for wolverine *Gulo gulo* conservation. *Wildlife Biology*, **13**, 2–12.

- Ericsson, G., Bostedt, G. & Kindberg, J. (2008) Are wolves driving willingness to pay for large carnivores? Wolves as a symbol for people's willingness to pay for large carnivore conservation. *Society and Natural Resources*, **21**, 1–16.
- European Commission Environment (1992). *Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora*. European Commission Environment, Brussels, Belgium. [http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index\\_en.html](http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index_en.html)
- European Commission Environment (2007). *Interpretation of manual of European Habitats*. European Commission Environment, Brussels, Belgium. [http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/2007\\_07\\_im.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/2007_07_im.pdf)
- Espuno, N. (2004) *Impact du loup (Canis lupus) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour*. Thèse de Doctorat de biologie des populations et écologie, Université de Montpellier II.
- Fabbri, E. & al. (2007) From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology*, **16**, 1661–1671.
- Falcucci, A., Maiorano, L., Tempio, G., Boitani, L & Ciucci, P. (2012) Modeling the potential distribution for a range-expanding species: wolf recolonization of the Alpine range. *Biological Conservation*, in press
- Farquhar, P., H. (1984) Utility assessment methods. *Management. Science*, **30**(11), 1283-1300.
- Fico, R., Morosetti, G. & Giovanni, A. (1993) The impact of predators on livestock in the Abruzzo region in Italy. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International Des Epizooties*, **12**, 39–50.
- Fischer, J., Peterson, G.,D., Gardner, T.,A., Gordon, L.,J., Fazey, I., Elmqvist, T., Felton, A., Folke, C., & Dovers, S. (2011) Integrating resilience thinking and optimisation for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 549–554
- Flather C.,H., Hayward G.,D., Beissinger S.,R.& Stephens P.,A. (2011) Minimum viable populations: is there a ‘magic number’ for conservation practitioners? *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 307-316.
- Fletcher, D., Lebreton, J.,D., Marescot, L., Schaub, M., Gimenez, O., Slooten, E., and Dawson, S. (2012) Estimating Adult Survival from a Mark-Recapture Study: Potential Bias from Undetected Capture Heterogeneity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 206-216.
- Fleischner, T. L. (1994) Ecological costs of livestock grazing in Western North America. *Conservation Biology*, **8**, 629-644.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Chapin, T. & Rockström, J. (2010) Resilience thinking: integrating resilience, adaptability and transformability. *Ecology and Society*, **15**, 20
- Follmann, E.,H., Dieterich, R.,A. & Hechtel, J.,L. (1980). Recommended carnivore control program for the Northwest Alaskan Pipeline Project including a review of human-carnivore encounter problems and animal deterrent methodology. *Final Report of Institute of Arctic Biology, University of Alaska Fairbanks*, **113**
- Forbes, G.,J. & Theberge,J., B. ( 1996) Cross-Boundary Management of Algoquin Park Wolves. *Conservation Biology*. **10**,1091-1097

- Franklin A.B, R.J Gutiérrez, J.D Nichols, M.E Seamans, G.C. White, G.S Zimmerman, J.E Hines, TE Munton, W.S LaHaye, J.A Blakesley, G.N Steger, B.R Noon, D.W.H Shaw, J-J Keane, T.L McDonald & B.Susan, 2004. Population dynamics of California Spotted owl (*Strix occidentalis occidentalis*) Ornithological Monograph, **54**,1-110
- Fritts, S., H. & Mech, L., D. (1981) Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs*, **80**.
- Fritts, S., H. (1982) *Wolf depredation on livestock in Minnesota*. (eds. Resource publication, U. S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service), **145**, 11
- Fritts, S., H., Paul, W., J., Mech, L.,D. & Scott, D.,P. (1992) *Trends and management of wolf-livestock conflicts in Minnesota*. ( eds. Resource Publication 181. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service), Washington, D. C.
- Fuller, T., K. & Keith,L., B. (1980) Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* , **44**, 583-602.
- Fuller,T., K. & Sampson, B. A.(1988) Evaluation of a simulated howling survey for wolves *Journal of Wildlife Management*, **52**, 60–63.
- Fuller, T., K. (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs*, **105**, 1–41.
- Fuller, T., K. (1995) *Guidelines for gray wolf management in the northern Great Lakes region*. ( eds. International Wolf Center Technical Publication), pp.271.
- Galhano A., J., P. (2002) *Vivre en biodiversité totale. Des hommes, des grands carnivores et des grands herbivores sauvages. Deux études de cas : Loups au Portugal, tigres en Inde*, Atelier national de reproduction des thèses, Lille.
- Gasaway WC, Boertje RD, Grangaard DV, Kelleyhouse DG, Stephenson RO, & Larsen DG. (1992). The role of predation in limiting moose at lowdensities in Alaska andYukon and implications for conservation. *Wildlife Monograph*. **120**,1–59
- Gazzola, A., Avanzinelli, E., Mauri, L., Scandura, M. & Apollonio, M. (2002). Temporal variation of howling in South European wolf pack. *Italian Journal of Zoology*, **69**, 157–161.
- Gazzola, A., Capitani, C., Mattioli, L. & Apollonio, M. (2008) Livestock damage and wolf presence. *Journal of Zoology*, **274**, 261–269.
- Gese, E., M. & Mech, L.,D. (1991) Dispersal of wolves in northeastern Minnesota, 1969-1989. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 2946- 2955.
- Gehring, T., M., Kohn,B.,E., Gehring,J.,L. & Anderson,E., M. (2003) Limits to plasticity in gray wolf, *Canis lupus*, pack structure: conservation implications for recovering populations. *Canadian Field Naturalist*, **117**, 419-423.
- Gittleman, J.,L., Funk, S.,M., Macdonald, D. & Wayne, R.,K. (2001) *Carnivore Conservation*. ( eds. Cambridge University Press), Cambridge, UK.
- Gotelli, N.,J. (1995) *A Primer of Ecology* (eds. Sinauer Associates), Sunderland, Massachusetts.

- Graham, K., Beckerman, A.,P. & Thirgood, S. (2005). Human-predator prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation*, **122**,159–171.
- Gregory, R. & Long, G. (2009). Using Structured Decision Making to Help Implement a Precautionary Approach to Endangered Species Management. *Risk Analysis*, **29**, 518–532.
- Groves, D.,G. & Lempert, R.,J. (2007) A new analytic method for finding policy-relevant scenarios. *Global Enviromental Change*, **17**,73–85
- Gunson, J., R. (1983) *Wolf depredation on livestock in western Canada. Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management* ( eds. L. N. Carby), **45** , 102-105. Canadian Wildlife Service Repertoire, Ottawa
- Haber, G.,C. (1996) Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, **10**, 1068–1081.
- Haight, R., G., Mech, L.,D. (1997) Computer simulation of vasectomy for wolf control. *Journal of Wildlife Management*, **61**,1023–1031
- Haight, R.G., Travis, L.E., Nimerfro, K., Mech, L.D., 2002. Computer simulation of wolf-removal strategies for animal damage control. *Wildlife Society Bulletin* 30, 844–852.
- Hansson, S., O. (1994) *Decision Theory: a brief introduction* ( eds. Department of Philosophy and History of Technology), Royal Institute of Technology (KTH), Stockholm, minors revisions in 2005.
- Harper, E., K., Paul, W., J., Mech, L., D. & Weisberg, S. (2008) Effectiveness of Lethal, Directed Wolf-Depredation Control in Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, **72**, 778–784.
- Hare, B., & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills 378 in dogs? *Trends in Cognitive Science*, **9**, 439-444.
- Harrington, F.,H.& Mech, L., D. (1982) An analysis of howling response parameters useful for wolf pack censusing. *Journal of Wildlife Management*, **46**, 686–693
- Harrington, F., H., Mech, D., L. & Fritz, S., H. (1983) Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **13**,19-26.
- Harris, C., E., Knowlton, F.,F. ( 2001) Differential responses of coyotes to novel stimuli in familiar and unfamiliar settings. *Canadian Journal of Zoology* ,**79**, 2005–2013.
- Hauser, C.,E., Runge, M.,C., Cooch, E.,G., Johnson, F.,A. & Harvey, W.,F. (2007) Optimal control of Atlantic population Canada geese. *Ecological Modelling*, **201**, 27–36.
- Hayes, R.,D. & Harestad, A.,S. (2000) Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* , **78**, 36-48
- Hayes, R., D., Baer, A.,M. & Larsen, D.,G. (1991) *Population dynamics and prey relationships of an exploited and recovering wolf population in the southern Yukon.* ( eds.Yukon Territory, Fish and Wildlife Branch, Department of Renewable Resources) Yukon, Final Report TR-91–1.

- Hebblewhite, M., White, C.A., Nietvelt, C.G., McKenzie, J.A., Hurd, T.E., Fryxell, J.M., Bayley, S.E. & Paquet, P.C. (2005) Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, **86**, 2135–2144.
- Hedges, S. & Tyson, M. (1996) *Is predation by ajag (asiatic wild dog, Cuan alpinu) a threat for the Banteng (Bos javanicus) population in Alas Purwo? Review of the evidences and discussion of management solutions.* (Report to the Directorate General of Forest Protection and Nature Conservation), Indonesia.
- Heppell, S., S., Crouse, D., T., Crowder, L., B. (2000). *Using matrix models to focus research and management efforts in conservation.* ( eds. Ferson, S., Burgman), M.A. *Quantitative Methods for Conservation Biology* ( ed. Springer), New York, pp.148–168.
- Herrero, S. (1985) *Bear attacks: their causes and avoidance* (eds. Nick Lyons Books), New York, USA.
- Hestbeck, J., B., Nichols, J., D. & Malecki, R., A. (1991) Estimates of movement and site fidelity using mark–resight data of wintering Canada Geese. *Ecology*, **72**:523–533.
- Hilborn, R. (1992) Can fisheries agencies learn from experience? *Fisheries*, **17** (4), 6e14.
- Hines, J. E., & Nichols, J., D. (2002) Investigations of potential bias in the estimation of lambda using Pradel’s 1996 model for capture–recapture data. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 573–587.
- Hirzel, A., H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027–2036
- Holling, C. S. (1978) *Adaptive Environmental Assessment and Management.* (eds. John Wiley), New York, New York, USA.
- Holling, C., S., Gunderson, L., H. & Walters, C., J. (1994) *The structure and dynamics of the Everglades system: guidelines for ecosystem restoration.* ( eds. Davis, S., Ogden, J. ) *Everglades: The Ecosystem and Its Restoration.* ( eds. St. Lucie Press, Del Ray Beach), pp. 741-756
- Houston, A., C., Clark, J., McNamara, M. & Mangel, M. (1988) Dynamic models in behavioral and evolutionary ecology. *Nature*, **332**, 29-34.
- Howard, R., A. (1960) *Dynamic Programming and Markov Processes* ( eds. Technology Press of Massachusetts Institute of Technology), Massachusetts, USA.
- Howery, L., D. & DeLiberto, T., J. (2004) Indirect effects of carnivores on livestock foraging behavior and production. *Sheep and Goat Research Journal*, **19**, 53–57.
- Hubbard, R., D. & Nielsen, C., K. (2005) Cost-benefit analysis of managed shotgun hunts for suburban white-tailed deer. *Human-Wildlife Interactions*, **5**, 13–22
- Hubert, A. & Messéan, A (2009) Concevoir et construire la décision. *Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural.* (eds. De Turckheim, E., Hubert. B., Messéan. A. ), pp. 241-262, Versailles, France.
- Huse, G., Strand, E. & Giske, J. (1999) Implementing behavior in individual-based models using neural networks and genetic algorithms. *Evolutionary Ecology*, **13**, 469–483



- Huse, G., Strand, E., Giske, J. (1999) Implementing behavior in individual-based models using neural networks and genetic algorithms. *Evolutionary Ecology*, **13**, 469–483
- Hwang, W., D. & Chao, A. (1995) Quantifying the effects of unequal catchabilities on Jolly-Seber estimators via sample coverage. *Biometrics*, **51**, 128-141.
- Intriligator, M., D. (1971) *Mathematical optimization and economic theory* ( eds. Prentice-Hall), Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Isen, A., M., Nygren, T., E., & Ashby, F., G. (1988) Influence of positive affect on the subjective utility of gains and losses: it is just not worth the risk. *Journal of Personality and Social Psychology*, **55**, 710–717.
- Jamieson, L., E. & Brooks, S., P. (2004) Density dependence in North American ducks. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**.1: 113–128.
- Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, E., Vasquez L., M. & Lumaret, J., P. (2008) Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Biological Conservation*, **141**, 2879-2887.
- Jimenez, M., D., Smith, D., W., Stahler, D., R., Becker, S., A., Albers, E., Krischke, R., F., Woodruff, S., McIntyre, R., Metz, M., Irving, J., Raymond, R., Anton, C., Cassidy-Quimby, K. & Bowersock, N. (2011) *Wyoming Wolf Recovery 2010*. Annual Report. Pages WY-1 to WY-30 in U.S. Fish and Wildlife Service Rocky Mountain Wolf Recovery 2010 Annual Report. USFWS, Ecological Services, 585 Sheppard Way, Helena, Montana, 59601.
- Johnson, F., A., Moore, C., T., Kendall, W., L., Dubovsky, J., A., Caithamer, D., F., Kelley, J., R. & Williams, B., K. (1997) Uncertainty and the management of mallard harvests. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 202–216.
- Jolly, G., M. (1965) Explicit Estimates from Capture-Recapture Data With Both Death And Immigration-Stochastic Model. *Biometrika*, **52**, 225-237.
- Kaartinen S, Luoto M, & Kojola I. (2009). Carnivore-livestock conflicts: Determinants of wolf (*Canis lupus*) depredation on sheep farms in Finland. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 3503–3517.
- Karanth, K., U. & Nichols, J., D. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, **79**, 2852-2862.
- Kauffman, M., J., Brodie, J., F., Jules, E., S. (2010) Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology*, **91** (9), pp. 2742-2755
- Keith, S., B. (1983) *Population dynamics of wolves*. ( eds. Carbyn, L., N.), pp. 66-77 . Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management. *Canadian Wildlife Service*, Report Series **45**.
- Kellert, S., R. (1985) Public perceptions of predators, particularly the wolf and coyote. *Biological Conservation*, **31**, 167-189.
- Kéry, M. (2011) Towards the modelling of true species distributions. *Journal of Biogeography*, **38**, 617–618.

- Keeley JE, Lubin D, Fotheringham CJ. (2003). Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecological Applications*, **13**, 1355–1374.
- Kiss AG. (2004). Is community-based ecotourism a good use of biodiversity conservation funds? *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 232–37
- Klein, F. (2010). Connaissance et gestion du sanglier : la recherche en plein développement. *Faune Sauvage*, **288**,1-7.
- Knapp, M., Rohland, N., Weinstock, J., Baryshnikov, G., Sher, A., Nagel, D., Rabeder, G., Pinhasi, R., Schmidt, H.,A. & Hofreiter, M. ( 2009) First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular Ecology*, **18**, 1225–1238.
- Kohn, M., H., York, E., C. & al. (1999). Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **266**(1420): 657-663.
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., & Ronkainen, S. (2006). Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, **87**, 281–286
- Krutilla,J. ( 1968) *American Economic Review*, **57**, 4, 777
- Kuhn, T.,S. (1970) *The Structure of Scientific Revolutions*. (Ed. University of Chicago Press), Chicago
- Kuhnert, P., M., Martin, T., G. & Griffiths, S., P. (2010) A guide to eliciting and using expert knowledge in Bayesian ecological models. *Ecology Letters*, **13**, 900–914.
- Lai, Y., J., Hwang, C.& Fuzzy,L. (1994) *Multiple Objective Decision Making: Methods and Applications. Lecture Notes in Economics and Mathematical Systems* ( eds. Springer-Verlag) **404**, New York.
- Lande, R. (1993) Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**, 911–27.
- Landa, A., Gudvangen, K., Swenson,J., E.& Roskaft, E. (1999) Factors associated with wolverine *Gulo gulo* predation on domestic sheep? *Journal of Applied Ecology*, **36**, 963–973.
- Landa, A., Lindén, M. & Kojola, I. 2000. Action Plan for the Conservation of Wolverines (*Gulo gulo*) in Europe. The Council of Europe, Council of Europe Publishing, Nature and environment T-115. 45 pp.
- Landry J.-M., 2001. *Le loup*. Delachaux et Niestlé. Lausanne, 240 p.
- Langtimm, C., A., Beck, C., A. & al. (2004). Survival estimates for Florida manatees from the photo-identification of individuals. *Marine Mammal Science*, **20**(3): 438-463.
- Laycock, H., Moran, D., Smart, J., Raffaelli, D. & White, P. (2009) Evaluating the cost effectiveness of conservation: the UK Biodiversity Action Plan. *Biological Conservation*, **142**, 3120–3127.
- Lebreton, J.,D. (1997) « *L'Espace en dynamique des populations* ». in Tendances nouvelles en modélisation de l'environnement. (eds. Elsevier) Paris

- Lebreton, J., D., Burnham, K., P. & al. (1992) Modeling Survival And Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals - A Unified Approach With Case-Studies." *Ecological Monographs*, **62**(1): 67-118.
- Lebreton, J., D. & al. (2009) Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. (ed. Academic Press), pp 88-159, in Caswell, H. *Advances in Ecological Research*, **41**
- Lenin, J. (2012) Sugarcane leopards : how is it possible for large carnivorous cats to live with humans in a rural area? *Current Conservation*, **4**, 22-27
- Leopold, A. (1993) *Round River* ( eds. Oxford University Press), New York, pp. 145-146.
- Levy-Strauss, C (2005). «Les leçons d'un ethnologue». *Le nouvel observateur* **2269**, 10-21
- Lescureux, N. (2007). Maintenir la réciprocité pour mieux coexister. Ethnographie du récit kirghiz des relations dynamiques entre les hommes et les loups. Museum National d'Histoire Naturelle Paris
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.,C. & al. (2005) Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* **1**, 17-20.
- Liberg, O., Sand, H., Forslund, P. & Chapron, G. (2011) Regulating harvest of the Swedish wolf population in 2011 (in Swedish). Report to Swedish Environmental Protection Agency.
- Lindley, D., V. (1985) *Making Decisions*. ( eds. Wiley), London.
- Lindsey, P.,A., Alexander, R., Du Toit, J.,T. & Mills, M.,G.,L. (2005) The cost efficiency of wild dog conservation in South Africa. *Conservation Biology*, **19**, 1205–1214.
- Link, W., A., Yoshizaki, J., Pollock, K., H. & Bailey, L. (2010) Uncovering a latent multinomial: analysis of mark–recapture data with misidentification. *Biometrics*, **66**, 178–185.
- Linnell, J., D., C., Smith, M., E., Odden, J., Kaczensky, P. & Swenson, J., E. (1996) Strategies for the reduction of carnivore livestock conflicts: a review. *Norwegian Institute for Nature Research Oppdragsmelding* **443**, 1-118.
- Linnell, J., D., C., Andersen, R., Kvam, T., Andren, H., Liberg, O., Odden, J. & Moa, P., F. (2001) Home range size and choice of management strategy for lynx in Scandinavia. *Environmental Management*, **27**, 869-879.
- Linnell, J., D., C., Swenson, J., E. & Andersen, R. (2000) Conservation of biodiversity in scandinavian boreal forests: large carnivores as flagships, umbrellas, indicators, or keystones? *Biodiversity and Conservation*, **9**, 857-868.
- Linnell, J., D., C., Nilsen, E., B., Lande, U., S., Herfindal, I., H., Odden, J., Skogen, K., Anderden, R., & Breitenmoser, U. (2005) Zoning as a mean of mitigating conflicts with large carnivores: principles and reality. *People and Wildlife: Conflict or Coexistence?* (Eds. Woodroffe, R., Thirgood, S., J. & Rabinowitz, A.), pp 163-175, Cambridge University Press, NY.
- Linnell, J., D., C., Rondeau, D., Reed, D., H., Williams, R., Altwegg, R., Raxworthy, C., J., Austin, J., D., Hanley, N., Fritz, H., Evans, D., M., Gordon, I., J., Reyers, B., Redpath, S. & Pettorelli, N.

- (2010) Confronting the costs and conflicts associated with biodiversity. *Animal Conservation*, **13**, 429–431.
- Linnell, J.,D.,C., Thomassen, J. & Jones, K.( 2011) Wildlife-Human Interactions: from conflict to coexistence in sustainable landscapes. *Norwegian Institute for Nature Research Temahefte*, **45**, 12
- Lenzen, M., Moran, D., Kanemoto, K., Foran, B., Lobefaro, L. & Geschke A. (2012). International trade drives biodiversity threats in developing nations. *Nature* 486(7401): 109-112.
- Loubert-Davaine, X. (2004). *Loup et droit*. Les Cahiers du CRIDEAU n°10. PULIM, Limoges.
- Lowe, W. ,H., McPeck, M., A., Likens,G.,E. & Cosentino,B.,J. ( 2008) Linking movement behaviour to dispersal and divergence in plethodontid salamanders. *Molecular Ecology*, **17**, 4459–4469.
- Lubow, B. C. (1995) SDP: generalized software for solving stochastic dynamic optimization problems? *Wildlife Society Bulletin*, **23**, 738–742.
- Lucchini, V., Galov, A.& Randi, E. ( 2004) Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology*, **13**, 523–536.
- Ludwig, D. (1996) Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. *Ecological Application*, **6**, 1067-1076.
- Ludwig, D. (1999) Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, **80**, 298-310.
- Lukacs, P. ,M. & Burnham,K., P. (2005) Estimating population size from DNA-based closed capture-recapture data incorporating genotyping error. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 396-403.
- MacArthur, R. H., Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-09
- MacDonald, K. (1983) Stability of individual differences in behavior in a litter of wolf cubs. *Journal of Comparative Psychology*, **97**, 99–106.
- MacDonald, T., L. & S., C. Amstrup (2001). Estimation of population size using open capture recapture models. *Journal of Agricultural Biological And Environmental Statistics* **6**(2), 206-220.
- McDonald-Madden, E., Runge M.,C., Possingham, H.,P. & Martin, T.,G. (2011) Optimal timing for managed relocation of species faced with climate change. *Nature Climate Change*, **1**, 261–265.
- MacKenzie, D., I. (2005) Was it there? Dealing with imperfect detection for species presence/absence data. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, **47**(1), 65–74
- Madden, F. (2004) Creating coexistence between humans and wildlife: global perspectives on local efforts to address human–wildlife conflict. *Human Dimensions of Wildlife*, **9**, 247–257.
- Maitre d’Hôtel E., & Pelegrin F. (2012). Les valeurs de la biodiversité : un état des lieux de la recherche française. Rapport FRB, série expertise et synthèse, 2012, 48 pages
- Majic´, A. & Bath, A., (2010) Changes in attitudes toward wolves in Croatia. *Biological*

*Conservation*, **143**, 255–260

- Mangel, M. & Clark, C.,W. (1988) *Dynamic Modeling in Behavioral Ecology* ( eds. Princeton University Press), Princeton, NJ.
- Marboutin, E. & Duchamp, C. (2006) Gestion adaptative de la population de loup en France : du monitoring à l'évaluation des possibilités de prélèvements. *Rapport scientifique ONCFS*, **5** 14-19.
- Maris, V. (2010) *Philosophie de la biodiversité. Petite éthique pour une nature en péril* (eds. Buchet-Chastel), Paris
- Marshall, T., C., Slate, J., Kruuk, L., E., B., Pemberton, J.,M. (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, **7**, 639–655.
- Martin, J., Runge, M.,C., Nichols, J.,D., Lubow, B.,C., & Kendall, W.,L. (2009) Structured decision making as a conceptual framework to identify thresholds for conservation and management. *Ecological Applications*, **19**, 1079–1090.
- Martin, J., Kendall, W.,L., O'Connell, A.,F., Simons, T.,R., Waldstein, A.,H., Smith, G.,W., Schulte, S.,A., Rikard, M., Converse S.,J., & Runge, M.,C. (2010) Optimal control of native predators. *Biological Conservation*, **143**, 1751–1758.
- Martin, J., Fackler, P.,L., Nichols, J., D., Lubow, B.,C., Mitchell, J., Eaton, M., J., Runge, M.,C, Stith, B.,M. & Langtimm, C.,A. (2011) Structured decision making as a proactive approach to dealing with sea level rise in Florida. *Climatic Change*, **107**, 185–202
- Marucco, F., Pletscher, H., D., Boitani, L., Schwartz, M., K., Pilgrim, L. & Lebreton, J.,D. (2009) Wolf survival and population trend using noninvasive capture–recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1003–1010.
- Marucco, F. (2009) *Spatial population dynamics of a recolonizing wolves in the Western Alps*. PhD dissertation, University of Montana.
- Marucco, F. & McIntire, E.,J.,B. (2010) Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: wolves in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 789–798.
- Mattiello, S., Bresciana, T., Gaggeroa, S., Russob, C.& Mazzaronc, V. (2012) Sheep predation: Characteristics and risk factors. *Small ruminant research*, **105**, 1-3.
- Mattisson, J. (2011) *Interactions between Eurasian lynx and wolverines in the reindeer husbandry area*. Thèse de doctorat, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Mauz, I. (2002) L'arrivée des loups dans les Alpes françaises et la transformation des rapports au sauvage. *Le fait du loup : de la peur à la passion, le renversement* ( eds. Campion-Vincent, V., Duclos, J., C. et Abry, C. ) 199-213 pp. Revue études rurales, Centre Alpin et Rhodanien d'ethnologie Grenoble
- May, R., M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. ( Ed. Princeton University Press) Princeton, NJ.

- McLaren, B.E. and Peterson, R.O. (1994) **Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale**, *Science* **266**, 1555–1558
- Mech, L.D. (1995) The challenge and opportunity of recovering wolf populations. *Conservation Biology*, **9**, 1-9.
- Mech, L. D. (1988) *The arctic wolf: living with the pack.* (eds. Voyageur Press, Stillwater), Minnesota.
- Mech, L. D. & L. Boitani. 2003. Wolf social ecology. Pages 1–34 in L.D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mech, L., D. (2010) Considerations for developing wolf harvest regulations in the contiguous United States. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 142-1424.
- Mech, L., D. (2012). Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biological Conservation*, **150**, 143-149
- Meedat – Map (2008) - *Plan d'action national sur le loup 2008-2012, dans le contexte français d'une activité importante et traditionnelle d'élevage.* (eds. Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire et Ministère de l'Agriculture et de la Pêche), pp.88, Paris.
- Meriggi, A., & Lovari, S. (1996) A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1561-1571.
- Messier, F. (1985) Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology*, **63**(2): 239-245.
- Messier, F. (1994) Ungulate population models with predation: a case study with the American moose. *Ecology*, **75**, 478–488.
- Michanek, G. (2012) *Strictly protected European wolf meets Swedish hunter with licence to kill.* Pro Natura - Festschrift till Hans Christian Bugge, pp. 323-345 (Eds. Backer,I., L., Fauchald,O., Voigt, K. ) Oslo, Universitetsforlaget
- Mihoub, J., B., Gimenez, O., Pilard, P. & Sarrazin, F (2010). Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel (*Falco naumanni*). *Biological Conservation*, **143**, 839-847.
- Miquel, C., Bellemain, E., Poillot, C., Bessière, J., Durand, A., Taberlet, P. ( 2006) Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using non-invasive sampling and multiple-tube approach. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 985–988.
- Miller, D.,H., Jensen, A.,L., Hammill, J.,H. (2002). Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling*, **151**, 271–278.
- Mills, L.,S., Doak, D.,F. & Wisdom, M.,J. (2001) Elasticity analysis for conservation decision-making: reply to Ehrlen & al. *Conservation Biology*, **15**, 281–283.
- Milner-Gulland, E., J. (1997) A stochastic dynamic programming model for the management of the saiga antelope. *Ecological Applications*, **7**, 130–142.

- Mitchell, M., S., Ausband, D., E., Sime, C., A., Bangs, E., E., Gude, J., A., Jimene M., D., Mack, C., M., Meier, J.T., Nadeau, M., S. & Smith, D., W. (2008) Estimation of successful breeding pairs for wolves in the Northern Rocky Mountains, USA. *Journal of Wildlife Management* **72**, 881-891.
- Mladenoff, D., J. & al. (1995) A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region. *Conservation Biology*, **9**, 279–294.
- Molinari-Jobin, A., Molinari, P., Breitenmoser-Würsten, C., Wölfl, M., Stanisa, C., Fasel, M., Stahl, P., Vandel, J.M., Rotelli, L., Kaczensky, P., Huber, T., Adamic, M. & Breitenmoser, U. (2003) Pan-Alpine Conservation Strategy for Lynx. *Nature and Environment*, **130**, 1–20.
- Molinari Jobin, A., Kéry, M., Bled, F., Marboutin, E., Molinari, P., Koren, I., Fuxjäger, C., Breitenmoser-Würsten, C., Wölfl, S., Kos, I., Wölfl, M., Huber, T., Frick, H., Zimmermann, Marucco, F., Rauer, R. & Breitenmoser, U. (2012) Mapping range dynamics from opportunistic data: spatio-temporal distribution modeling of lynx *Lynx lynx* in the Alps. *Journal of Wildlife Management*, in press.
- Moran, M., D., Rooney, T., P. & Hurd, L., D. (1996) Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. *Ecology*, **77**, 2219-2227.
- Moriceau, J., M. (2007). *Histoire du méchant loup. 3000 attaques sur l'homme en France, XVe-XXe siècle*, ( eds. Fayard), pp. 62, Paris.
- Moriceau, J., M. & Madeline, P. (2010) *Repenser le sauvage grâce au retour du loup : les sciences humaines réinterrogées*. ( eds. Presses universitaires de Caen), MRSH
- Morrison, T., A., Yoshizaki, Y., Nichols, J., D. & Bolger, D., T. (2011) Estimating survival in photographic capture-recapture studies: overcoming misidentification error. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 454-463
- Moritz, C. (1994) Defining “Evolutionary Significant Units” for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 373–375.
- Mounet, C. (2003) Le loup dans le Vercors : gestion concertée ou « négociée » ? *Montagnes Méditerranéennes*, **18**, 39-45.
- Mounet, C. (2007). Les territoires de l’Imprevisible. Conflits, controverses et "vivre ensemble" autour de la gestion de la faune sauvage. Le cas du loup et du sanglier dans les Alpes françaises. Institut de géographie Alpine. Université Grenoble 1- Joseph Fourier.
- Murdoch, W., W. (1969) Switching in general predators: experiments on predators specificity and stability of prey population. *Ecological Monographs*, **39**, 335-354.
- Murray, D., L., Smith, D., W., Bangs, E., E., Mack, C., Oakleaf, J., K., Fontaine, J., Boyd, D., Jimenez, M., Niemeyer, C., Meier, T., J., Stahler, D., Holyan, J. & Asher, V., J. (2010) Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. *Biological Conservation*, **143**, 2514–2524.
- Naughton-Treves, L. (1998) Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology*, **12**, 156-168.

- Naughton-Treves, L., Rose, R. & Treves, A. (1999) *Social dimensions of HEC in Africa: a literature review and case studies from Uganda and Cameroon*. Human Elephant Conflict Taskforce, IUCN, Gland, Switzerland.
- Naughton-Treves, L., Treves, A. (2005) Socio-ecological factors shaping local support for wildlife: crop-raiding by elephants and other wildlife in Africa. *People and wildlife: Conflict or coexistence?* (eds Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A), pp. 252–277, Cambridge University Press, Cambridge.
- Nichols, J., D. & Pollock, K., H. (1983) Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, **64**, 253–260.
- Nichols, J., D. & Williams, B.,K. (2006) Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 668–673.
- Nichols, J.,D. (2012) Evidence, models, conservation programs, and limits to management. *Animal Conservation*, **15**, 331-333.
- Nichols, J.,D., Runge, M.,C., Johnson, F.,A. & Williams, B.,K. (2007) Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology*, **148**, S343-S349.
- Nichols, J.,D. & Pollock, K.,H. (1990) Estimation of recruitment from immigration versus in situ reproduction using Pollock's robust design. *Ecology*, **71**, 21–26.
- Nichols, J.,D. (2012). Evidence, models, conservation programs, and limits to management. *Animal Conservation*, **15**, 331–333.
- Nicol, S. & Chadès, I. (2011) Beyond stochastic dynamic programming: a heuristic sampling method for optimizing conservation decisions in very large state spaces. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 221–228.
- Nilsson, T. (2004) Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: the Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation*, **115**, 227-239.
- Negro, M., Rollando, A., Palestini, C. (2011) The Impact of Overgrazing on Dung Beetle Diversity in the Italian Maritime Alps. *Environmental Entomology*, **104**, 1081-1092.
- Nyhus, P.& Tilson, R. (2004) Agroforestry, elephants, and tigers: balancing conservation theory and practice in human-dominated landscapes of Southeast Asia. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **104**, 87-97.
- Nyhus, P.,J., Fisher, H., Madden, F. & Osofsky, S. (2003) Taking the bite out of wildlife damage: the challenges of wildlife compensation schemes. *Conservation in Practice* **4**, 39–41.
- Oakleaf, J. K., Mack, C. & Murray,D., L. (2003) Effects of wolves on livestock calf survival and movements in central Idaho. *Journal of Wildlife Management*, **67**, 299-306.
- Ogada, M., O., Woodroffe, R., Oguge, N.,O. & Frank, L., G. (2003), Limiting depredation by african carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation Biology*, **17**, 1521-1530.
- O'Hara, R.,B., Lampila, S. & Orell, M. (2009) Estimation of rates of births, deaths, and immigration from mark–recapture data. *Biometrics*, **65**, 275–281.



- Oli, M.,K., Taylor, I.,R. & Rogers, M., E. (1994) Snow leopard *Panthera uncia* predation of livestock: an assessment of local perceptions in the Annapurna conservation area, Nepal. *Biological Conservation*, **68**, 63–8
- Osborn, F., V. ( 2004). Seasonal variation of feeding patterns and food selection by crop-raiding elephants in Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, **42**, 322-327.
- Packard , & J., Mech, L., D. ( 1980) Population regulation in wolves. *Biosocial mechanisms of population regulation* ( eds. Cohen, M., N., Malpass, R., S., Klein, H., G), pp. 135-150, New Haven, Connecticut, Yale University Press
- Packer, C. & Ruttman, L. (1988) The evolution of cooperative hunting. *American Naturalist*, **132**,159-98
- Paine, R., T. (1995). A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology*, **9**, 962-964.
- Patterson, B.,R. & Murray, D., L. (2008) Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment: a case study for wolves in Algonquin park, Canada. *Biological Conservation*, **141**, 669-680.
- Pellet, J. & Pellet, B. (2003) Estimation de l'effectif d'une population isolée de salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) par une approche bayésienne. *Bulletin Social Vaudois de Sciences Naturelles*, **88**, 483–492.
- Peterson, R., O. & Page, R., E. (1988) The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986. *Journal of Mammalogy*, **69**, 89–99.
- Péron, G., Crochet, P., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J. & Gimenez, O. (2010). Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos*, **119**(3), 524–532.
- Pichancourt, J., B, Chadès, I., Firn, J., Van Klinken, R.,D. & Martin, T.,G. (2012) Simple rules to contain an invasive species with a complex life cycle and high dispersal capacity. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 52 - 62.
- Piedallu, B. (2012) Modélisation en dynamique des population pour la gestion des grands carnivores : le cas du loup en France. Master M1 Ecologie, Biodiversité, Evolution, Paris
- Pimlott, D.,H., Shannon, J.,A. & . Kolenosky, G., B. (1969) The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. *Ontario Department of Lands and Forestry*, Research Report, **87**.
- Pledger, S. & al. (2003) Open capture-recapture models with heterogeneity : I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics*, **59**, 786-794.
- Plisson, A., L. (2011) *Etude de la vulnérabilité des troupeaux ovins à la prédation du loup dans le Parc naturel régional du Queyras*. Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Paris.
- Polasky, S., Carpenter, S., R., Folke, C. & Keeler, B. (2011) Decision-making under great uncertainty: environmental management in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 398-494
- Pollock, K., H., Nichols, J., D. , Brownie, C. & Hines, J.,E. ( 1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monograph*, **107**

- Pollock, K. H. (2002). The use of auxiliary variables in capture-recapture modeling: an overview. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 85-102.
- Possingham, H.,P. & al. (2001) *Making smart conservation decisions. In Research Priorities for Conservation Biology* ( Eds. Orians, G. & Soulé, M.), pp. 225–244, Island Press
- Post, E., Peterson,R.,O., Stenseth, N., C. & McLaren, B., E. (1999) Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, **401**, 905-907.
- Pradel, R. (1996) Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703–709.
- Pradel, R. & al. (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* **53**, 60-72.
- Pradel, R., Wintrebert, C.,M.,A. & Gimenez, O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, **59**, 43-53.
- Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J., D. (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28**, 189-204.
- Pradel, R. & Henry, P.,Y. (2007) Potential Contributions of Capture–Recapture to the Estimation of Population Growth Rate in Restoration Projects. *Ecoscience*, **14**, 432–439.
- Pradel, R. (2009). The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. *Modeling demographic processes in marked populations*. ( Eds Thomson, D.,L., Cooch, E.,G. & Conroy, M.,J.), pp. 781–795.
- Pradel, R., Choquet, R., Lima, M., Merritt, J. & Crespin, L. (2010) Estimating population growth rate from capture–recapture data in presence of capture heterogeneity. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, **15**, 248–258.
- Prévost, E., Rivot, E. (2009) Aide à la décision pour la régulation de l’exploitation des populations naturelles de saumon atlantique (*Salmo salar*) *Concevoir et construire la décision. Démarches en agriculture, agroalimentaire et espace rural*. pp. 241-262 ( eds. De Turckheim, E., Hubert. B., Messéan.A. ), Versailles, France.
- Primm, S., A. & Clark,T.,W. (1996) Making sense of the policy process for carnivore conservation. *Conservation Biology*, **10**, 1036-1045
- Randall, A & Stoll, J. (1980) Consumer surplus in commodity space, *American Economic Review*, **70**, 449-455.
- Rands MRW, Adams WM, Bennun L, Butchart SHM, Clements A, Coomes D, Entwistle A, Hodge I, Kapos V, Scharlemann JPW, Sutherland WJ, & Vira B (2010) Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, **329**, 1298–1303.
- Rappaport, R., A. (1993) Distinguished lecture in general anthropology: the anthropology of trouble. *American Anthropologist*, **92**, 295–303.
- Rhoades, R., E. & Thompson, S., I. (1975) Adaptive strategies in alpine environments: beyond ecological particularism. *American Ethnologist*, **2**, 535-551.

- Redpath, S.M., Young, J., Evely, A., Adams, W.M., Sutherland, W.J., Whitehouse, A., Amar, A., Lambert, R.A., Linnell, J.D.C., Watt, A., Gutiérrez, R.J. (2012). Understanding and managing conservation conflict. *Trends in Ecology and Evolution*, doi:10.1016/j.tree.2012.08.021
- Reed, D.,H., O’Grady, J.,J., Brook, B.,W., Ballou, J.,D. & Frankham, R. (2003) Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation*, **113**, 23–34.
- Regan, H., M., Colyvan, M., & Burgman, M.,A.(2002). A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications*, **12**, 618-628.
- Regan, H., M., Ben-Haim, Y., Langford, B., Wilson, W., G., Lundberg, P., Andelman, S.,J. & al. (2005). Robust decision making under severe uncertainty for conservation management. *Ecological Applications*, **15**, 1471–1477.
- Reynolds, J. C. & Tapper, S. C. (1996). Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review*, **26**, 127–155.
- Rolland, J., Basille, M., Marboutin, E. & Gaillard, J., M. (2011) Comparing profile methods and site-occupancy modeling for the study of occurrence of an elusive species. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 1115–1118
- Røskaft, E., Händel, B., Bjerke, T. & Kaltenb Servheen orn, B.,P. (2007) Human attitudes towards large carnivores in Norway. *Wildlife Biology*, **13**, 172-185.
- Royle, J. A. (2004), N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, 60: 108–115
- Richards, S.,A., Possingham, H.,P. & Tizard, J. (1999) Optimal fire management for maintaining community diversity. *Ecological Applications*, **9**, 880–892.
- Runge, M.,C. (2011) An introduction to adaptive management for threatened and endangered species. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **2**, 220-233.
- Runge, M. C. & Johnson, F., A. (2002) The importance of functional form in optimal control solutions of problems in population dynamics. *Ecology*, **83**, 1357–1371.
- Rutledge, L.,Y., Mills, K., Loveless, K.,M., Murray, D.,L., Patterson, B.,R., & White, B.,N. (2010) Protection from harvesting restores family pack structure of Eastern wolves in Algonquin Provincial Park. *Biological Conservation*, **143**, 332–339.
- Saberwal, V.,K., Gibbs, J.,P., Chellam, R. & Johnsingh, A.,J.,T. (1994) Lion-human conflict in the Gir forest, India. *Conservation Biology*, **8**, 501–7.
- Sagør, J.T., Swenson, J.E.& Røskaft, E.(1997) Compatibility of brown bear (*Ursus Arctos*) and free-ranging sheep in Norway. *Biological Conservation*, **81**, 91-95.
- Salvatori, V. & J. Linnell (2005): Report on the conservation status and threats for wolf (*Canis lupus*) in Europe. Council of Europe. PVS/Inf (2005) 16.
- Salvatori, V., Boitani, L., von Arx, M. & J.D Linnell. (2008) Conservation Status of Large Carnivores in Europe and the Freedom within Frames Approach Coexistence of Large Carnivores and Humans: Threat or Benefit? pp. 13–22.

- Samuelson, P (1937) A Note on Measurement of Utility, *Review of Economic Studies*, **4**, 155–61.
- Satterfield, T. (2002) *Anatomy of a Conflict: Identity, Knowledge, and Emotion in Old-growth Forests*. (eds. University of British Columbia Press), New York
- Schapaugh, A., W. & Tyre, A., J. (2012) A simple method for dealing with large state spaces. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Schaub, M., Pradel, R., Jenni, L. & Lebreton, J., D. (2001) Migrating birds stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis. *Ecology*, **82**, 852-859.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B., R. & Pradel, R. (2004). Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, **85**, 2107-2113.
- Scheepers, J., L. & Venzke, K., A., E. (1995) Attempts to reintroduce African wild dogs (*Lycaon pictus*) into Etosha National Park, Namibia. *South African Journal of Wildlife Research*, **25**, 138–140.
- Schipper, J. (2007) Camera-trap avoidance by Kinkajous *Potos flavus*: rethinking the “non-invasive” paradigm. *Small Carnivore Conservation*, **36**, 38–41.
- Schmidt, P. A., and L. D. Mech. 1997. Wolf pack size and food acquisition. *American Naturalist*, **150**, 513–517.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 369-404.
- Seber, G., A., F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, **52**, 249-259.
- Servheen, C., Herrero, S. & Peyton, B. (1999). *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge: IUCN Publications.
- Shea, K. & Possingham, H., P. (2000) Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 77–86.
- Shea, K., S., Thrall, P., H. & Burdon, J., J. (2000) An integrated approach to management in epidemiology and pest control. *Ecology Letters*, **3**, 150–158.
- Shea, K. & Possingham, H., P. (2000) Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 77–86.
- Shwiff, S., A. & Merrell, R., J. (2004) Coyote predation management: An economic analysis of increased antelope recruitment and cattle production in south central Wyoming. *Sheep & Goat Research Journal*, **19**
- Sibly RM & Hone J. (2002) Population growth rates and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **357**, 1153–1170
- Sierra Nevada adaptive management project, (2012) <http://snamp.cnr.berkeley.edu/>
- Silhol, A., Bacha, S., Bataille, J., F. & Garde, L. (2004) L'accroissement du travail dans les systèmes pastoraux en zones à loups, *note technique du Cerpam, Oream, ie*.

- Sillero-Zubiri, C. & Laurenson, M.,K. (2001) Interactions between carnivores and local communities: conflict or co-existence? *Carnivore Conservation, Conservation Biology*. 282–312 pp. (eds. Gittleman, J., Funk, K., Macdonald, D., Wayne, R. ), Cambridge University Press, Cambridge.
- Sillero-Zubiri, C. & Gotelli, D. (1992) Feeding ecology of spotted hyaena (Mammalia: *Crocuta crocuta*) in a mountain forest habitat. *Journal of African Zoology*, **106**, 169–176.
- Simberloff, D. (1991) Keystone species and community effects of biological introductions. *Assessing Ecological Risks of Biotechnology*. pp.1-19. (eds.Ginzburg, L.R.), Butterworth-Heinemann, Boston, MA
- Simberloff, D. (1997) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, **83**, 247-257
- Simon, H. A., (1979) Rational Decision making in Business Organizations. *American Economic Review*, **69**, 493-513.
- Singh, H.,S. & Kamboj, R.,D. (1996) Predation pattern of the Asiatic lion on domestic livestock. *Indian Forester*, **122**, 869-875.
- Skonhoft, A. (2006). The costs and benefits of animal predation: an analysis of Scandinavian wolf re-colonization. *Ecological Economics* **58**, 830–841.
- Smith, D.,W., Peterson, R.,O.,Houston, D.,B. (2003) Yellowstone after wolves. *Bio-Science*, **53**, 330-340.
- Solberg, K., H., Bellemain, E. & al. (2006) An evaluation of field and non-invasive genetic methods to estimate brown bear (*Ursus arctos*) population size. *Biological Conservation*, **128**, 158-168.
- Stahl, P., Vandel, J., M., Herrenschmidt, V. & Migot, P. (2001) Predation on livestock by an expanding reintroduced lynx population: long-term trend and spatial variability. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 674–687.
- Stahler, D., R., MacNulty, D., R., Wayne, R., K., Von Holdt, B. & Smith, D., W. (2012) The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology*.
- Stephens, P.,A., Frey-Roos, F., Arnold, W. & Sutherland, W.J. (2002) Sustainable exploitation of social species: a test and comparison of models. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 629–642.
- Storaas, T., Gundersen, H., Henriksen, H. & Andreassen, H. (2001). The economic value of moose in Norway. *Alces*, **37**, 97-107.
- Sukumar, R. (2000) Asian Elephant (*Elephas maximus*). *Endangered Animals: a reference guide to conflicting issues*. (eds. Reading, R.P. & Miller, B.), pp. 34-39. Greenwood Press, Westport, Connecticut, London.
- Sumanik, R.,S. (1987) *Wolf ecology in the Kluane region, Yukon Territory*. Master of Sciences thesis, Michigan Technological University, Houghton.
- Swenson, J., E & Andren, H. (2005) A tale of two countries: large carnivore depredation and compensation schemes in Sweden and Norway. *People and wildlife: conflict or coexistence?* (eds. Woodroffe, R., Thirgood, S., & Rabinowitz, A. ) pp 323–339. Cambridge University Press, London.

- Taberlet, P. & G. Luikart (1999). Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of The Linnean Society*, **68**(1-2): 41-55.
- Tamashiro, M., J., Fujii, K. & Lai, P.,Y. (1973) A simple method to observe, trap, and prepare large numbers of subterranean termites for laboratory and field experiments. *Environmental Entomology*, **2**, 721-722.
- Taylor, M.K., Laake, J., McLoughlin, P.D., Born, E.W, Cluff, H. D., Ferguson, S. H., Rosing-Asvid, A., Schweinsburg, R., & Messier, F. (2005) Demography and viability of a hunted population of polar bears. *Arctic*, **58**, 203–214.
- Teeter, L., Somers, G. & Sullivan, J. (1993) Optimal forest harvest decisions: A stochastic dynamic programming approach. *Agricultural Systems*, **42**, 73–84.
- Terborgh, J., Estes, J., A., Paquet, P., Ralls, K., Boyd-Heigher, D., Miller, B.,J. & Noss, R.F. (1999) The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. *Continental Conservation: Scientific Foundations of Regional Reserve*. ( eds.Terborgh, J., Soulé, M.) pp.39–64, . Island Press, Networks, Washington (DC).
- Thurber, J. ,M. & Peterson,R.,O. (1993) Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *Journal of Mammalogy* , **74**, 879–889.
- Tompa, F. , S. (1983) Problem wolf management in British Columbia: conflict and program evaluation. *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. (eds. Carbyn,L.N.), pp 112-119 . Canadian Wildlife Service Repertoire, **45**, Ottawa.
- Treves, A. & Karanth, K.,U. (2003). Human–carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology*, **17**, 1491–1499.
- Treves, A., Jurewicz, R., R., Naughton-Treves, L., Rose, R. ,A., Willging, R., C., & Wydeven,L.,P.,(2002) Wolf depredation on domestic animals in Wisconsin, 1976–2000. *Wildlife Society Bulletin* **30**, 231–241.
- Trolle, M. & M. Kery (2003) Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, **84**, 607-614.
- Tyre, A.,J, Peterson, J., T. , Converse, S.,J., Bogich, T., Kendall,W.,L., Miller, D., Post van der Burg, M., Thomas, C., Thompson, R., Wood, J., Brewer, D.,C., Runge, M.,C. (2011) Adaptive management of bull trout populations in the Lemhi basin. *Journal of Fish and Wildlife Management* **2**(2), 262–281.
- Udell, M.A., Dorey, N.R., Wynne, C.D., (2008). Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour*, **76**, 1767–1773.
- Ulrich, R.,S. (1993) Biophilia, biophobia, and natural landscapes. *The Biophilia Hypothesis* (eds. Kellert, S.R. and Wilson, E.O.), pp. 73–137. Island Press, Washington, DC
- Valière, N. (2002). *Étude de l'expansion du loup en France : apport des méthodes non invasives et des marqueurs moléculaires*, Thèse de doctorat de l'université Lyon 1.
- Varley, N. & Boyce, M.,S. (2006) Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. *Ecological Modelling*, **193**, 315–339

- Viazzo, P., P. (1990). *Upland communities, environment, population and social structure in the Alps since the sixteenth century* (eds. Cambridge University Press), Cambridge, UK .
- Vignon, V. (2007) Réflexions sur le pastoralisme et la qualité biologique des milieux naturels de montagne. *La Gazette des grands prédateurs*, **22**.
- Vijayan, S.& Pati, B.,P.(2002). Impact of changing cropping patterns on man-animal conflicts around Gir Protected Area with specific reference to Talala Sub-District, Gujarat, India. *Population and Environment*, **23**, 541–559.
- Villella, R., F., Smith, D.,R. & Lemarie. D.,P. (2004) Estimating survival and recruitment in a freshwater mussel population using mark–recapture techniques. *American Midland Naturalist* **151**, 114–133.
- Vivien, F.,D. (2012) Quel prix accorder à la Biodiversité ? *La Recherche*
- Venner, S., Chadès, I., Bel-Venner, M. C., Pasquet, A., Charpillet, F. & Leborgne, R. (2006) Dynamic optimization over infinite-time horizon: Web-building strategy in an orb-weaving spider as a case study. *Journal of Theoretical Biology*, **241**, 725–733
- Vos, J. (2000) Food habits and livestock depredation of two Iberian wolf packs (*Canis lupus signatus*) in the north of Portugal. *Journal of Zoology*, **251**, 457–462.
- Vucetich, J., A. & Creel, S. (1999) Ecological interactions, social organization, and extinction risk in African wild dogs. *Conservation Biology*, **13**, 1172–1182.
- Vucetich, J. A., Smith, D. W. and Stahler, D. R. (2005), Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961–2004. *Oikos*, 111: 259–270.
- Vucetich, J.,A, Vucetich L.,M, & Peterson, RO. (2012) The causes and consequences of partial prey consumption by wolves preying on moose. *Behavioral Ecology and Sociology*, **66**, 295–303.
- Walsh, J.,C., Wilson, K.,A., Benshemesh, J. & Possingham, H.,P. (2012). Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Animal Conservation*, **15**, 319–328.
- Walters, C., J. & Hilborn, R. (1976) Adaptive control of fishing systems. *JOURNAL of the FISHERIES Research BOARD of Canada*, **33**, 145–59.
- Walters, C., J. & Hilborn, R. (1978) Ecological optimization and adaptive management. *Marine Environmental Research*, **9**, 157–188.
- Wam, H., K. (2009) Economists, time to team up with the ecologists. *Ecological Economics*, **69**, 675–679.
- Westphal, M.,I., Pickett, M., Getz W., M. & Possingham H.,P. (2003) The use of stochastic dynamic programming in optimal landscape reconstruction for metapopulations. *Ecological Applications*, **13**, 543–555
- White, G. C.(2000) Population viability analysis: data requirements and essential analyses. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. (eds L. Boitani, and T. K. Fuller) pp. 288–331. Columbia University, New York, New York, USA.

- Williams, B., K., Nichols, J., D. & Conroy, M., J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. (eds. Academic Press), San Diego, California
- Williams, B., K. (2009) Markov decision processes in natural resources management: observability and uncertainty. *Ecological Modelling*, **220**, 830–840.
- Williams, B., K. (2011) Adaptive management of natural resources framework and issues. *Journal of Environmental Management*, **92**, 1346-1353.
- Williams, B., K. (2011) Reducing uncertainty about objective functions in adaptive management. *Ecological Modelling*, **225**, 61-65
- Wilson, E.O. 2005. Kin selection as the key to altruism: its rise and fall. *Social Research*, **72**, 159–168.
- Wisdom, M., J. & al. (2000) Life-stage simulation analysis: estimating vital rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, **81**, 628–641.
- Wissmar, R., C. & Bisson, P., A. (Eds.) (2003) *Strategies for Restoring River Ecosystems: Sources of Variability and Uncertainty in Natural and Managed Systems*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Wolf, E., C., Cooper, D., J. & Hobbs, N., T. (2007) Hydrologic regime and herbivory stabilize an alternative state in Yellowstone National Park. *Ecological Applications*, **17** (6), 1572-1587
- Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. (2005) *People and wildlife: conflict or coexistence?* (eds. Cambridge University Press), Cambridge, UK.
- Woodroffe, R., Donnelly, C., A., Jenkins, H., E., Johnston, W., T., Cox, D., R., Bourne, F., J., Cheeseman, C., L., Delahay, R., J., Clifton Hadley, R., S., Gettinby, G., Gilks, P., Hewinson, R., G., McInerney, J., P. & Morrison, W., I. (2006). Culling and cattle controls influence tuberculosis risk for badgers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 14713-14717.
- Woodroffe, R., Donnelly, C. A., Wei, G., Cox, D. R., Bourne, F. J. & et al. (2009) Social group size affects *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*). *Journal of Animal Ecology*, **78**, 818–827.
- Woods, J., G., Paetkau, D. & al. (1999). Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin*, **27**(3), 616-627.
- Worton, B., J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.
- Wright, J., A., Barker, R., J., Schofield, M., Frantz, A., C., Byrom, A., E. & Gleeson, D., M. (2009) Incorporating Genotype Uncertainty into Mark-Recapture-Type Models For Estimating Abundance Using DNA Samples. *Biometrics*, **65**, 833-840.
- Wynne-Edwards (1962) *Animal dispersion in relation to social behavior* (eds. Oliver & Boyd), Edimbourg
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time; concepts, methods and designs. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 446–453.
- Yoshizaki, J. (2007) *Use of natural tags in closed population capture-recapture studies: modeling*



*misidentification. Biomathematics and Zoology.* Raleigh, Graduate Faculty of North Carolina State University.

Zimen, E. (1975). Social dynamics of the wolf pack. *In The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution.* pp. 336-368. (Ed M. W. Fox). Van Nostrand Reinhold Co., New York.

Zinn, H., C., Manfredi, M.,J. & Vaske, J., J. (2000) Social psychological bases for stakeholder acceptance capacity. *Human Dimensions of Wildlife*, **5**, 20-33

## ARTICLE 1

---

MARESCOT, L., PRADEL, R., DUCHAMP, C., CUBAYNES, S., MARBOUTIN, E., CHOQUET, R., MIQUEL, C. AND GIMENEZ, O. (2011).

CAPTURE-RECAPTURE POPULATION GROWTH RATE AS A  
ROBUST TOOL AGAINST DETECTION

---

# Capture–recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management

LUCILE MARESCOT,<sup>1,5</sup> ROGER PRADEL,<sup>1</sup> CHRISTOPHE DUCHAMP,<sup>2</sup> SARAH CUBAYNES,<sup>1</sup> ERIC MARBOUTIN,<sup>3</sup>  
RÉMI CHOQUET,<sup>1</sup> CHRISTIAN MIQUEL,<sup>4</sup> AND OLIVIER GIMENEZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier, France

<sup>2</sup>Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Prédateurs et Animaux Déprédateurs,  
Parc Micropolis, F-05000 Gap, France

<sup>3</sup>Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ZI Mayencin, 5 Allée de Béthléem, F-38610 Gières, France

<sup>4</sup>Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553, Université J. Fourier, BP 53, F-38041 Grenoble, France

**Abstract.** Managing large carnivores is one of the most controversial issues in wildlife conservation, as the sociopolitical challenges it raises are as important as the biological ones. Such controversial issues in wildlife conservation require objective biological components to be implemented within the management decision process, in particular, a reliable way of estimating trends in abundance. However, these species usually exhibit territoriality, low densities, and social constraints that can generate individual detection heterogeneity (IDH) of methodological (sampling) or biological (social status, marking behavior) origin. If not accounted for, IDH can lead, in turn, to strong bias in the estimation of population abundance. As a complement to population size, we propose to use the population growth rate ( $\lambda$ ) estimated with capture–recapture (CR) data, a robust method to detect and account for IDH, to monitor and manage elusive species. As a case study, we consider the natural recovery of the wolf (*Canis lupus*) population in France, for which a previous study has shown strong IDH leading to a 27% underestimation of abundance. Analyzing a nine-year data set based on a noninvasive sampling protocol relying on wolf scat genotyping, we adopt a new CR approach to estimate  $\lambda$  while explicitly accounting for IDH. The annual population growth rate was estimated at  $1.271 \pm 0.087$  (mean  $\pm$  SE) vs.  $1.270 \pm 0.095$  when not accounting for IDH, indicating that  $\lambda$  is much less sensitive to IDH than is abundance. We evaluated the robustness of our approach in a simulation study using increasing levels of IDH. The bias in  $\lambda$  increased with detection heterogeneity but was low whether we used a model with IDH or not. Finally, we discuss the management implications of our findings in terms of sampling protocols and management strategies of elusive species.

**Key words:** *Canis lupus*; capture–recapture; DNA microsatellites; France; genetic testing; individual detection heterogeneity, IDH; mixture models; noninvasive methods; population growth rate; robustness; wolf.

## INTRODUCTION

Most of the large, wide-ranging carnivores face high extinction risks because of anthropogenic disturbances causing the deterioration of wild habitats, isolating small populations and making them sensitive to environmental and demographic stochasticity (Rabinowitz and Zeller 2010). However, large-carnivore conservation is challenging because of its interactions with human activities. In particular, wolf (*Canis lupus*) management is one of the most controversial issues in wildlife conservation because public opinions are highly polarized (Treves et al. 2004). In Western Europe, this species approached extinction at the end of the 19th century (Breitenmoser 1998), surviving in fragmented relictual populations in central Italy until the 1970s (Zimen and

Boitani 1975) and Spain (Blanco et al. 1992). As a consequence of international laws for wolf protection, the species started recovering both southward and northward, and reached the Alpine range in the early 1990s. Noninvasive molecular tracking (Fabbri et al. 2007) and direct observation of GPS-equipped animals (Ciucci et al. 2009) showed evidence of a natural recolonization through the Apennine, a mountain chain extending 1200 km along peninsular Italy.

The French government complied with the Bern convention in 1979 and in 1992 signed the European Habitat Directive (European Commission Environment 1992), which classified the wolf species as strictly protected. The recovery of the wolf population in the French Alps has created strong interactions with agricultural activities in a landscape traditionally devoted to intensive sheep breeding (>900 000 heads in summer). Since 1992, when the first wolf occurrences in France were confirmed, the French government started monitoring the wolf presence for conservation

Manuscript received 4 December 2010; revised 6 April 2011; accepted 28 April 2011. Corresponding Editor: T. R. Simons.

<sup>5</sup> E-mail: lucile.marescot@cefe.cnrs.fr

purposes while dealing with damages to livestock. Since 1995, prevention methods against livestock depredations, such as confining sheep in the presence of guarding dogs, have been proposed. As a response to social pressure and to increasing numbers of depredations, a lethal control started in 2001 while ensuring that the population viability was not threatened (Chapron et al. 2003). In this context, careful monitoring of the wolf population is crucial to assess the species conservation status resulting from management decisions and requires protocols for collecting data, as well as robust indicators of population trends.

The monitoring of elusive and wide-ranging populations of large carnivores is often based on noninvasive sampling methods such as camera trapping (Karanth et al. 2006) or noninvasive molecular tracking (Taberlet and Luikart 1999), because neither requires physical captures. The French National Game and Wildlife Agency (ONCFS) runs a noninvasive approach based on molecular tracking from scat sampling (Valière et al. 2003) to monitor the population of wolves. These genetic tags are used to estimate population size using capture–recapture (CR) methods (for a review, see Lukacs and Burnham 2005), which is in turn employed as a measure of population status (Mondol et al. 2009). However, standard CR models assume homogeneous detection probabilities among individuals, which is commonly violated in many demographic studies of various species (Ebert et al. 2010). For instance, individual heterogeneity in the detection process has been reported in several species, and is related to behavioral traits that may change with environmental and historical conditions, such as individual experience (Coleman 1998). Although incorporating individual covariates such as personality (Coleman 1998), sex (Tavecchia et al. 2001), age (Crespin et al. 2006), or social status (Summerlin and Wolfe 1973) is possible in CR models, most of these indicators of individual variability cannot be measured using noninvasive genetic protocols (Skalski et al. 1993). However, population size can be strongly biased when individual detection heterogeneity (IDH) is ignored (e.g., Harmsen et al. 2010). The higher the IDH, the stronger the bias is (Carothers 1973).

A previous study of the French wolf population showed a 27% underestimation of population size when IDH was ignored (Cubaynes et al. 2010). Prior to making decisions, managers need to account for such bias in the estimation of abundance or find an alternative demographic indicator.

We argue that the population growth rate ( $\lambda$ ) is a relevant demographic indicator to assess the effects of management rules and decisions on the conservation status of the population and could be used as a complement to population size. Several approaches are available to calculate  $\lambda$ . First, the comparison of two successive annual abundance estimates from census data is a commonly used empirical method to calculate  $\lambda$ . An

alternative analytical method involves estimation of an asymptotic growth rate by extracting the dominant eigenvalue of a Leslie projection matrix (Caswell 2001). Realized and asymptotic  $\lambda$  are equivalent only if the population is at a stationary state. Based on CR data, an alternative approach was developed to calculate  $\lambda$ , which consists of summarizing the population inflows and outflows through the estimation of apparent survival rates (death and emigration) and recruitment rates (birth and immigration) (Pradel 1996). This approach gives a direct estimate of the rate of increase of a population, based on time-specific estimates of survival and recruitment, along with estimates of the vital rates with the strongest effect on  $\lambda$ . The CR approach to estimate realized population growth rate has been widely used in birds (Franklin et al. 2004), mammals (Clark et al. 2005), reptiles (Lowe et al. 2008), fishes, and mollusks (Villella et al. 2004). This method has only recently been extended to cope with IDH. Specifically, Pradel et al. (2009) developed CR mixture models (*sensu* Pledger et al. 2003) in which distinct classes of heterogeneity are considered.

Here, we show that the estimation of the population growth rate is robust to IDH. First, we analyzed the French wolf data to estimate  $\lambda$  using CR models accounting for IDH. Second, we performed a simulation study to estimate the bias in the population growth rate estimator when IDH was artificially generated. The objective was mainly to provide a general demonstration of the robustness of  $\lambda$  to IDH under several scenarios with contrasting degrees of heterogeneity. Finally, we discuss the benefits of using a robust tool in terms of population monitoring and management.

## MATERIAL AND METHODS

### *Data collection*

The wolf monitoring is carried out by the ONCFS based on a dual sign survey framework: (1) An extensive survey is conducted during the year by a network of wolf experts who are dispatched to cover the alpine range and report signs of presence. (2) An intensive sign survey is stratified within all previously detected wolf territories using standard snow-tracking and wolf-howling techniques (Marboutin and Duchamp 2005), which allows the collection of scats, hairs, tissues, or urine used in DNA analyses. Individual genotypes were identified using a set of seven DNA microsatellites and a multi-tube approach. For every sample, each microsatellite locus was amplified eight times (Taberlet and Luikart 1999). To assess genotype reliability and minimize errors, we used a quality index corresponding to the mean frequency of the consensus genotype among the eight replicates at each locus (Miquel et al. 2006). We discarded genotypes with average quality index  $< 0.4$ .

Among the 1167 samples collected, 840 were successfully genotyped, from which 160 individuals were identified (Table 1). We partitioned the data set into 35 three-month intervals, from spring 1995 to autumn

TABLE 1. Structure of the wolf genetic data set, showing annual distribution of samples, number of genotypes detected, and the percentage of individuals detected only once.

Year	No. samples	No. genotypes detected	Detected only once in a year (%)
1995	13	4	25
1996	46	12	33
1997	90	21	52
1998	161	30	33
1999	116	31	52
2000	110	25	44
2001	113	38	60
2002	286	69	52
2003	240	66	54

Note: The number of samples (indices) includes the number of scats, hairs, urine, and blood collections used in the DNA analyses.

2003. Up to 60% of individuals were detected only once, whereas some detected more than 45 times.

#### Estimating survival and recruitment with IDH

We performed two distinct analyses. First, we estimated the survival probability  $\phi_t$ , the probability that an individual alive in year  $t$  survived to the next year and remained in the study area. Second, we estimated the seniority probability  $\gamma_t$ , the probability for an individual present at a given occasion  $t$  to be already present at the previous occasion, which is also defined as  $1 - f_t$ , where  $f_t$  stands for the recruitment rate. We assumed that there was no misidentification.

In both analyses, we incorporated IDH in the model by assuming that individuals were distributed in two detectability classes (high and low recapture probability). Such models belong to the family of mixture models (Pledger et al. 2003), which were reformulated using a hidden structure corresponding to individuals that belong to a specific IDH state (Pradel et al. 2009). Depending on the frequency of detections, an individual can be assigned to three underlying states: alive with a high detection probability (“H”), alive with a low detection probability (“L”), or dead (“D”). Two observations were possible: “1” for a detection and “0” for otherwise.

For example, the encounter history “1101” corresponds to an individual present and encountered in the first, second, and last sampling occasions, but missed in the third one. When accounting for IDH with time-dependent parameters, its probability is

$$P(1101) = \pi \phi_1 p_2^L \phi_2 (1 - p_3^L) \phi_3 p_4^L \\ + (1 - \pi) \phi_1 p_2^H \phi_2 (1 - p_3^H) \phi_3 p_4^H$$

where  $\pi$  is the probability that an individual belongs to state L and  $p^L$  and  $p^H$  are the detection probabilities in the L and H detection classes.

In a second step, we estimated seniority by reversing the encounter histories (Pradel 1996). If we consider

again the same individual, it has a reversed history 1011. Given that it was last detected at occasion 4, it was already present at occasion 3 with probability  $\gamma_4$ , was detected at occasion 3, and was already present at time 2 with probability  $\gamma_3$ , was missed at occasion 2 but was already alive and detected at occasion 1, which gives

$$P(1101) = v \gamma_4 p_3^L \gamma_3 (1 - p_2^L) \gamma_2 p_1^L \\ + (1 - v) \gamma_4 p_3^H \gamma_3 (1 - p_2^H) \gamma_2 p_1^H$$

where  $v$  is the proportion of individuals in the detection class L.

#### Joint analysis of population growth rate

To estimate  $\lambda$ , we considered a joint model parameterized in terms of recruitment, survival, and detection probabilities. The number of individuals at time  $t$  that have survived can be expressed as  $N_t \phi_t$ , which is equivalent to the number of individuals at time  $t + 1$  that were not recruited between  $t$  and  $t + 1$ , i.e.,  $N_{t+1} \gamma_{t+1}$ . Setting these two quantities equal, the realized  $\lambda$  can be expressed as the ratio of survival and seniority rates:

$$\lambda_t = N_{t+1}/N_t = \phi_t/\gamma_{t+1}.$$

This formula does not explicitly involve the detection probability, which makes it valid whether or not IDH is included in the CR model.

The separate recruitment and survival analyses were carried out using program E-SURGE (Choquet et al. 2009), whereas the joint  $\lambda$  analysis was implemented in MATLAB by adapting existing codes (Pradel et al. 2009).

#### Temporal and IDH effects on survival and recruitment

For the seniority analysis, we considered models with IDH and temporal effects on all parameters. We fitted models from the simplest CR model with constant seniority probability and constant homogeneous detection probability to the full model with time effects on the seniority probability and an interaction between time and IDH on the detection probability. Besides sampling-period effects (from 1 April 1995 to 31 December 2003 with a three-month time step), we also tested for season (four groups with detection events gathered every four seasons in successive years) and year effects (four successive occasions gathered nine times) on the detection probability that might reflect a different sampling effort across years and seasons, with better conditions to detect signs during winter. Similar temporal effects were also tested on seniority. We also investigated models with different recruitment probabilities in both detection classes, assuming that IDH could arise from the dominance status of the wolf alpha pairs vs. subordinates.

For the survival analysis, we refer to Cubaynes et al. (2010), who analyzed the same data to estimate abundance. Models including or ignoring IDH were also considered. The same effects as previously described were investigated.

Model selection was based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample size ( $AIC_c$ ; Burnham and Anderson 2002). We additionally calculated  $AIC_c$  weights to quantify the likelihood that the data are better represented by a particular model than other candidate models.

We proceeded with the joint analysis of  $\lambda$  by building models ranging from the simplest (with constant survival, seniority, and detection probabilities) to the full model (with time dependence in survival and seniority rates and interaction effects of time and heterogeneity on the detection probability). All models were compared to their counterpart, ignoring IDH.

*Simulations*

*$\lambda$  robustness to IDH.*—We investigated the robustness of  $\lambda$  using simulations under scenarios with increasing IDH. We calculated the bias and precision in the  $\lambda$  estimator when using a CR model accounting for IDH vs. a CR model ignoring IDH. If the two estimates were close, we concluded that  $\lambda$  was robust to IDH. We simulated data with survival  $\phi = 0.85$  and  $\lambda = 1$  (stable population), 1.05 (increasing population), or 0.95 (decreasing population). We generated a gradient of heterogeneity in the detection probability. At the first occasion, two cohorts of  $N = 50$  individuals were assigned to both detection classes. We ran the study on 10 sampling periods. At each new occasion, we added to the two detection groups as many individuals as there were individuals expected to die, i.e.,  $N(1 - \phi)$  (Hines and Nichols 2002) in the stable population,  $N_{t-1}(1 - \phi) + 0.05N_{t-1}$  in the increasing population and  $N_{t-1}(1 - \phi) - 0.05N_{t-1}$  in the decreasing population. These new recruits survived and were detected with the same probabilities as in the first two cohorts. Detection probability in the reference detection class was  $p_1 = 0.9$ , and  $p_2$  in the other class varied from 0.1 to 0.9. By doing so, we investigated five levels of IDH from the most heterogeneous scenario ( $p_1 = 0.9$  and  $p_2 = 0.1$ ) to the most homogeneous one ( $p_1 = p_2 = 0.9$ ). For each scenario, we simulated 500 data sets to which we fitted two models (joint likelihood) to estimate  $\lambda$ , one with homogeneous detection probability (model  $(\phi, p, \gamma)$ ) and the other with heterogeneous detection probability (model  $(\phi, p_{het}, \gamma)$ ). We looked at the bias in  $\hat{\lambda}$  the estimator of  $\lambda$  calculated as

$$B(\hat{\lambda}) = \frac{E(\hat{\lambda}) - \lambda}{\lambda} \approx \frac{\sum_{i=1}^{500} \hat{\lambda}_i - \lambda}{\lambda}$$

To assess the precision, we calculated the mean square error  $MSE(\hat{\lambda})$ , which can be approximated as

$$MSE(\hat{\lambda}) \approx \sum_{i=1}^{500} \frac{(\hat{\lambda}_i - \lambda)^2}{500}$$

A low MSE is characteristic of a good trade-off between low bias and low variance.

TABLE 2. Model selection in the seniority analysis of the French wolf population (1995–2003), sorted by increasing  $AIC_c$ .

Model		np	$AIC_c$	$AIC_c$ weights
Seniority	Detection			
het	het + $t$	38	1341.56	0.752
het	het + season	8	1344.47	0.175
hom	het + $t$	37	1347.69	0.035
hom	het + season	7	1347.69	0.035
hom	het $\times$ season	10	1352.83	0.003
het	het + year	13	1361.65	0
hom	het + year	12	1366.28	0
het	het $\times$ year	21	1366.45	0
het	het	5	1367.43	0
hom	het	4	1370.48	0
hom	het $\times$ year	20	1371.7	0
het	het $\times t$	70	1396.36	0
het	Season	7	1423.23	0
het	het $\times$ season	11	1430.31	0
het	$t$	37	1434.82	0
het	hom	4	1443.52	0
het	year	12	1446.58	0
hom	season	5	1462.75	0
hom	$t$	35	1479.46	0
hom	hom	2	1484.41	0
hom	year	10	1492.04	0

*Notes:* The number of estimable parameters is given by “np.” Akaike weights allow one to interpret the observed  $AIC_c$  differences in terms of conditional probabilities for each model and to evaluate the extent to which the data are supported by a model over all other candidate models. Models incorporated individual heterogeneity (het) or homogeneity (hom) in detection and seniority probabilities, and the main effects of time ( $t$ , in 3-month intervals), season, or year tested with individual heterogeneity on an additive (+) or interaction ( $\times$ ) scale. Models with temporal effects on seniority (trimester, years, seasons) were not displayed because their AIC was uniformly higher than that for models without temporal effects on seniority. The table shows the same effects on parameters as in Cubaynes et al. (2010).

*Adapted simulation to mimic the wolf case study*

We carried out simulations mimicking the French wolf population case study. Although individual heterogeneity in survival was found in a previous analysis of the data (Cubaynes et al. 2010), it could not be incorporated in the joint analysis of  $\lambda$ . To investigate the potential bias, we simulated data with two groups of individuals with different survival probabilities using the same procedure as before. Parameter values were chosen to match the estimates that were obtained from the best model in the survival analysis (Cubaynes et al. 2010):  $\phi_1 = 0.75$ ,  $p_1 = 0.1$ ,  $\phi_2 = 0.9$ ,  $p_2 = 0.7$  and  $\pi = 0.75$ . We then looked at a scenario similar to the joint analysis of  $\lambda$ . We generated 500 data sets with 35 capture occasions using parameters matching the estimates that we obtained from the best model fitted to the wolf data set.

RESULTS

*Wolf data analysis*

*Analyses of survival and recruitment.*—IDH was selected by the  $AIC_c$  in the seniority (Table 2) and the survival analysis (Cubaynes et al. 2010; see Appendix B).

TABLE 3. Parameter estimates of wolf survival ( $\phi$ ), seniority ( $\gamma$ ), population growth rate ( $\lambda$ ), and detection rate ( $p$ ) in separate and joint analyses of the best-fitting model, assuming a two-class heterogeneous (het) mixture of individuals.

Analysis type	Parameter	Low detectability	High detectability
Survival analysis ( $\phi_{het}, p_{het+semester}$ )	Survival, $\phi$	0.753 (0.54–0.94)†	0.901 (0.717–0.984)†
	Detection, $p$		
	Jan–Jun	0.22 (0.11–0.37)†	0.86 (0.74–0.96)†
	Jul–Dec	0.10 (0.05–0.18)†	0.64 (0.51–0.82)†
Seniority analysis ( $\gamma_{het}, p_{het+t}$ )	Seniority, $\gamma$	0.578 (0.553–0.602)	0.810 (0.793–0.823)
	Detection $p$ , by sampling occasion $t$	Range 0.006 (0.001–0.046) to 0.248 (0.093–0.513)	Range 0.082 (0.011–0.416) to 0.836 (0.630–0.939)
Joint analysis ( $\phi, p_{het+season}, \gamma$ )	Survival, $\phi$		0.839 (0.765–0.913)
	Seniority, $\gamma$		0.660 (0.597–0.725)
	Growth rate $\lambda$ ,		1.271 (1.101–1.44)
	Detection, $p$		
	Spring	0.072 (0.011–0.133)	0.576 (0.487–0.665)
	Summer	0.046 (0.007–0.085)	0.369 (0.294–0.445)
	Fall	0.046 (0.006–0.086)	0.373 (0.300–0.446)
Winter	0.0847 (0.013–0.156)	0.677 (0.592–0.761)	

Notes: Individuals of low and high detectability classes are included in the heterogeneous mix. Semester detection probabilities are given in the survival analysis. In the seniority analysis the best model detected an effect of sampling period dependence (trimester) on the two detection probabilities. The range of detection probabilities in the two detection class is given. Values in parentheses are 95% confidence intervals.

† Results are from Cubaynes et al. (2010).

However, there were discrepancies in the temporal effects in the survival vs. the seniority analysis. In the latter, a model with a sampling-period effect on the detection probability was selected (recall that the time unit is a three-month period here; Table 2) while in the former, Cubaynes et al. (2010) found a semester effect.

The best model in the seniority analysis was four times as plausible as a model with season effects on the detection rate. It showed an annual seniority rate of 0.809 (95% confidence interval: [0.793–0.823]) for the H class (annual recruitment rate of 0.191) and 0.578 ([0.553–0.602]) for individuals belonging to the L class (Table 3). Detection probabilities ranged from 0.082 ([0.011–0.416]) to 0.836 ([0.630–0.939]) for the H class and from 0.006 ([0.001–0.046]) to 0.248 ([0.093–0.513]) in the L class (Table 3).

*Joint analysis of  $\lambda$*

In the joint analysis, models with constant survival and seniority were consistently better ranked than those with season, trimester, and year effects. The best model accounted for an additive effect of season and IDH on the detection probability (Table 4) and was three times as plausible as the equivalent model with a season effect on the vital rates.

Annual survival ( $\phi = \Pi\phi_t$ ) was 0.839 ([0.765–0.913]), and the annual recruitment rate ( $f = 1 - \Pi\gamma_t$ ) was 0.342 ([0.264–0.420]). The detection probabilities for both L and H classes were higher in winter and spring compared to the summer and autumn season (Table 3). We estimated that 12.5% ([6.8–18.2%]) of the individuals were in the H class.

Estimates and confidence intervals of annual  $\lambda$  were similar between the best model accounting for IDH

(1.271 [1.201–1.343]) vs. the second best model excluding IDH (1.270 [1.200–1.435]).

*Simulations*

*Five scenarios with contrasting IDH.*—We found similar estimates and low bias in  $\lambda$  estimated in the heterogeneous ( $\phi, p_{het}, \gamma$ ) vs. homogeneous model ( $\phi, p, \gamma$ ) (<0.005%; Fig. 1 and Appendix A). This was verified

TABLE 4. Model selection in the joint analysis of the French wolf population growth rate (1995–2003).

Model	np	AIC <sub>c</sub>	AIC <sub>c</sub> weights
( $\phi, p_{het+season}, \gamma$ )	8	2335	0.705
( $\phi_{season}, p_{het+season}, \gamma_{season}$ )	14	2337	0.259
( $\phi, p_{het \times season}, \gamma$ )	11	2341	0.035
( $\phi_{year}, p_{het+season}, \gamma_{year}$ )	22	2349	0.001
( $\phi_{season}, p_{het}, \gamma_{season}$ )	11	2361	0
( $\phi, p_{het}, \gamma$ )	5	2376	0
( $\phi_{year}, p_{het}, \gamma_{year}$ )	19	2389	0
( $\phi_t, p_{het+season}, \gamma_t$ )	74	2391	0
( $\phi_t, p_{het+t}, \gamma_t$ )	104	2402	0
( $\phi, p_{season}, \gamma$ )	6	2467	0
( $\phi_{season}, p_{season}, \gamma_{season}$ )	12	2471	0
( $\phi_{season}, p, \gamma_{season}$ )	9	2484	0
( $\phi_{year}, p_{season}, \gamma_{year}$ )	20	2487	0
( $\phi, p_{season}, \gamma$ )	6	2467	0
( $\phi, p, \gamma$ )	3	2503	0
( $\phi_t, p_{season}, \gamma_t$ )	72	2513	0
( $\phi_{year}, p, \gamma_{year}$ )	17	2514	0
( $\phi_t, p_t, \gamma_t$ )	102	2526	0

Notes: Terms are: np, number of parameters;  $\phi$ , survival rate;  $p$ , detection probability indexed by time  $t$  for sample-period effects (three-month interval) or by season for seasonal effects and by het for heterogeneity effects;  $\gamma$ , seniority rate; and  $\pi$ , proportion in the high-detection class. The AIC<sub>c</sub> weights allow one to interpret the observed AIC<sub>c</sub> differences in terms of conditional probabilities for each model and to evaluate the extent to which the data are supported by a model over all other candidate models.

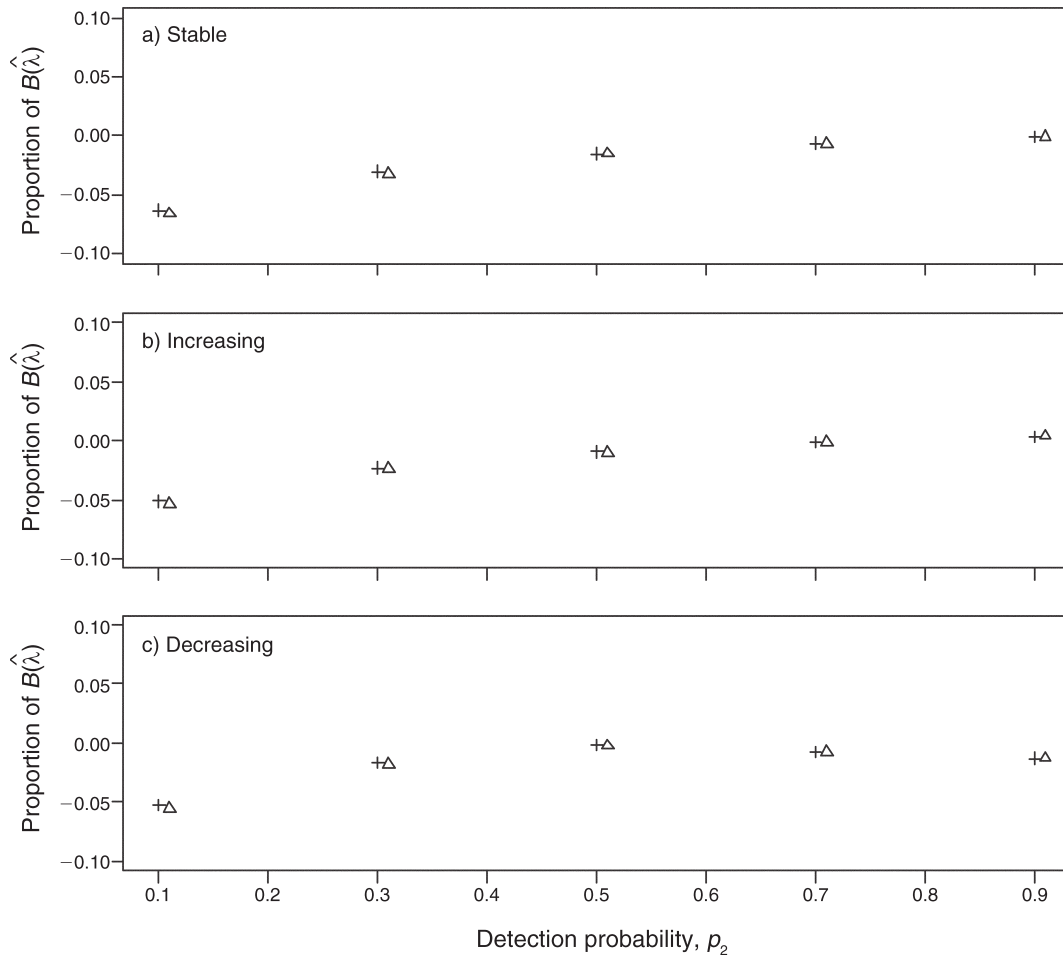


FIG. 1. Population growth rate bias  $B(\hat{\lambda})$  in the heterogeneous model ( $\phi, p_{\text{het}}, \gamma$ ; triangle symbols) and the homogeneous model ( $\phi, p, \gamma$ ; cross symbols) for wolves in France, where  $\phi$  is survival and  $\gamma$  is seniority. The homogeneous model assumed constant detection probabilities among individuals, whereas the heterogeneous model assumed that individuals were distributed in two detectability classes ( $p_1$  and  $p_2$  recapture probability). In all three panels, detection probability in the reference detection class was  $p_1 = 0.9$ ; in the other class it varied along the detection gradient,  $p_2 = (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9)$ . These models were fitted to data simulated under three scenarios: (a)  $\lambda = 1$  for a stable population; (b)  $\lambda = 1.05$  for an increasing population; and (c)  $\lambda = 0.95$  for a decreasing population; in all cases,  $\phi = 0.85$ . Mean-square errors are provided in Appendix A.

for the stable (Fig. 1a), the increasing (Fig. 1b), as well as the decreasing populations (Fig. 1c). The estimated bias increased with detection heterogeneity (Fig. 1), with the lowest value for the homogeneity scenario ( $B(\hat{\lambda}) \approx -0.0001$  for  $p_1 = p_2 = 0.9$ ; Appendix A), and the largest bias for the extreme heterogeneity scenario ( $B(\hat{\lambda}) \approx -0.01$  for  $p_1 = 0.9, p_2 = 0.1$ ; Appendix A). The bias was negative except for the scenario with an increasing population and with two homogeneous groups of individuals ( $B(\hat{\lambda}) \approx 0.0034$  in  $(\phi, p_{\text{het}}, \gamma)$ ;  $B(\hat{\lambda}) \approx 0.0038$  in  $(\phi, p, \gamma)$ ) and for the scenario with a decreasing population in the cases of  $p_2 = 0.7$  and  $p_2 = 0.9$  (Appendix A). The patterns in the bias for survival and seniority rates were similar to what we found for  $\lambda$  (Appendix B). MSE was negligible in most cases and decreased along the gradient (from the most heterogeneous to the homogeneous scenario); incorporating IDH did not increase MSE considerably (Appendix A).

*Simulations mimicking the case study*

Ignoring individual heterogeneity in survival caused no significant bias in growth rate ( $B(\hat{\lambda}) = -8.4 \times 10^{-3}$  in the homogeneous model vs.  $B(\hat{\lambda}) = -6.9 \times 10^{-3}$  in the heterogeneous model). No significant bias in  $\hat{\lambda}$  was found when mimicking the wolf case study. It was small and similar whether we accounted for heterogeneity or not ( $B(\hat{\lambda}) = 1.48 \times 10^{-3}$  in the homogeneous model and  $B(\hat{\lambda}) = 1.72 \times 10^{-3}$  and in the heterogeneous model). We found low MSE in simulations with IDH in survival ( $\text{MSE}(\hat{\lambda}) = 5.6 \times 10^{-6}$  in the homogeneous model,  $\text{MSE}(\hat{\lambda}) = 6.8 \times 10^{-7}$  in the heterogeneous model).

DISCUSSION

Using CR data on wolves, we provided evidence of the robustness of population growth rate to IDH, further endorsed by simulations accounting for scenar-



ios with contrasting levels of detection heterogeneity. The simulations revealed negligible bias and low MSE in all scenarios we considered. We found a small negative bias in survival that increased as the detection heterogeneity increased, in accordance with Devineau et al. (2006). Hines and Nichols (2002) merely detected a bias in  $\lambda$  when fitting a model with constant parameters and a homogeneous detection. They could not fit a model having two heterogeneous detection classes as it had not yet been developed. Our approach assesses the robustness of  $\lambda$  with respect to IDH by comparing the estimators from models with homogeneous vs. heterogeneous detectability. Our results were obtained for models with constant parameters as they matched our findings for the wolf case study. Further investigations exploring alternative scenarios (e.g., time effects) would be useful to complement the robustness analysis.

From the application to the French wolf population, the joint analysis revealed that  $\lambda$  was robust with respect to IDH. We found that the population annually increased by 27% whether IDH was taken into account or not. We investigated the effect of heterogeneity in survival and seniority separately because the joint analysis cannot account for it in all parameters (including detection) simultaneously (Pradel et al. 2009). However, our simulations showed that ignoring individual heterogeneity in survival and seniority was unlikely to cause bias in the estimation of  $\lambda$  for the wolf case study.

IDH can result from underlying features intrinsic to the nature of the data or the species' biology and from extrinsic features of the sampling design induced by noninvasive surveys (Crespin et al. 2008). The noninvasive molecular tracking using scats always runs on borderline conditions regarding low quantity and quality of the DNA material (Taberlet et al. 1996). There is a risk of detecting false allele or allelic dropouts, which generate additional individuals detected only once (Marucco et al. 2009). A recent study on wolves (Marucco et al. 2009) using noninvasive genetic data and a multi-tube approach found that 46.3% of the initially detected genotypes had to be discarded because of allelic dropouts, false or partial null alleles. In case artifactual genotypes still remain, one can account for misidentifications explicitly in the closed-population models using recent developments in the analysis of CR data (Wright et al. 2009, Link et al. 2010). Note, however, that these methods are still to be developed for open populations to correct survival and population growth rate for identification errors.

In addition to the nature of the data, there are also biological explanations for IDH. Because animals were not captured physically, it was not possible to collect state covariates possibly underlying individual heterogeneity, e.g., social status (Summerlin and Wolfe 1973, Ebert et al. 2009, Wilson et al. 2003) or age (Davis et al. 2003, Crespin et al. 2006). Further analyses could be conducted for each scat genotyped to produce the

information required and include it in the model as a covariate. However, generating relevant information at the individual level from genetic tags remains challenging. First, even though discriminating alpha pairs from their offspring in molecular tracking through kinship analysis is feasible, it would require a larger set of microsatellites allowing assignment tests (Blouin 2003). Second, information on age is difficult to extract from scat deposit and subsequent genetic analyses except where visual contact at dens or rendezvous sites during summer is possible.

Although the sampling strategy used standard protocols of snow-tracking and wolf-howling, the sampling effort outside wolf pack territories could not be quantified for logistical reasons. The monitoring was carried out across the Alps (>85 000 km<sup>2</sup>) involving 1000 observers geographically located to optimize the spatial coverage and the chances of detecting scat. IDH is more likely to arise in such large areas because individuals that are usually difficult to detect, the dispersers, can be sampled. In contrast, Marucco et al. (2009) did not detect heterogeneity among individuals in the detection process, probably because they undertook an intense surveying effort on a small sampling coverage with few sampling occasions. More generally, in a meta-analysis of 38 studies, Ebert et al. (2009) showed that when the sampling coverage and the number of sampling occasions were low, the IDH was less likely to be detected even though it was intrinsically present.

IDH might also be related to the fact that the systematic winter tracking can overlap with favorite itineraries of some wolves having a particular marking behavior. Using trained dogs to search for feces could be a relevant strategy to overcome this issue (Smith et al. 2003), as they can find samples off trails in places difficult to reach and hence detect with higher probability those individuals from the low detectability class. Radiotelemetry could also be useful to discriminate extrinsic IDH related to scat sampling designed on line transects from intrinsic IDH related to the biology of species highly mobile, such as wolves, coyotes (Kohn et al. 1999), or bears (Boulanger et al. 2004).

Because IDH was detected in our data, it is not necessary to spend more effort in the field trying to detect IDH and its potential sources; we choose to model IDH using a CR mixture model with two hidden detection classes. However, one should remain cautious when trying to biologically interpret the detection classes; complex biological phenomena may influence detection probability. Based on common knowledge of the wolf life cycle, the highly detectable class might correspond to dominant individuals that were more likely to defecate or urinate to mark their territory in deliberately placed locations to be more detectable (Vila et al. 1994), whereas the weakly detectable individuals might include both pups and subordinates. Dispersers may also be assigned to the weakly detectable class (Cubaynes et al. 2010) because they lived mostly outside

of the pack territory where the main survey effort occurred. In the separate analysis, 81% of the individuals alive in the H class at a given year were already alive the year before, suggesting that they were neither yearlings nor immigrants. Therefore the high-detection class surely represents the dominant resident adults (Mech and Boitani 2003). In the weakly detectable class, the seniority rate was 57%, suggesting that this class is made up of many of the new recruits, i.e., the yearlings and the immigrants entering the population.

Seasonal effects on detection probability can be related to the species' biology and/or the study design. We found that higher detection probabilities in both the low- and high-detection classes occurred in winter. This might be explained by the presence of snow, which favors both track and scat detection. DNA quality also increases in the cold, minimizing the genetic loss before PCR runs. A possible biological explanation could be that, during summer, pups stay at home sites (den and rendezvous locations) until early fall (Harrington and Mech 1983). In winter, all of the members of the pack, including yearlings, get knit together for hunting, which would explain a higher detection probability through their scat deposit.

When wolves colonize agricultural areas that have been unoccupied for generations, socioeconomic conflicts emerge with shepherds struggling to protect their livestock from depredations, and governments devote large funds for damage prevention and compensation (Rutledge et al. 2009). Because the French wolf population is now better established than during the 1990s, and may in some places already be close to the new management concept of "social carrying capacity" (Beyer et al. 2006), some lethal control has been implemented by the French government to manage hotspots where attack rates on livestock were high, to improve social acceptance and ensure long-term population viability. These decisions often relied upon assessment of abundance and sustainable harvest rates (Patterson and Murray 2008). Since 2004, the French wolf action plan has been established to match the international requisites of population viability (Chapron et al. 2003) and to ensure a favorable conservation status ( $\lambda > 1$ , sensu the 1992 European Habitat directive).

Overall, we see population growth rate (regardless of the approach used to calculate it; see *Introduction*) as a complement or an alternative to population size, depending on the study context, to assess the impact of management strategies on the population dynamics. In a small population, for example, for which a precise estimate of abundance is not a helpful indication of its status, population growth rate is a better metric for conservation. In other situations, e.g., for large harvested populations, population growth rate alone is not sufficient for making management decisions and an estimate of population size is required.

The *realized*  $\lambda$  is easy to estimate from CR data, is robust to IDH, and we recommend its use as an

indicator for management for several reasons. First, the modeling process is easy to implement because unbiased and accurate demographic estimates can be obtained with homogeneous models (ignoring IDH) that are relatively straightforward to fit. Second, estimating  $\lambda$  provides some insight into the mechanisms underlying interannual abundance variations in terms of survival and recruitment, which are two vital processes that managers can control (Nichols et al. 2005). Third, it costs less time and money for managers to be aware of the presence of IDH and to use a robust population indicator, compared with trying to avoid IDH by improving monitoring protocols. Finally, in contrast to other methods based on minimal counts using ground-tracking (Beyer et al. 2004) or aerial surveys (Crete and Messier 1987), our approach provides a measure of uncertainty associated with  $\lambda$ . Quantifying and incorporating sources of uncertainty into the decision-making process, although challenging (Regan et al. 2005), is important to balance the social and conservation risks when controlling population size.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The authors are indebted to all the fieldworkers who gathered the biological samples, and to Ana Sanz Aguilar, Emmanuelle Cam, and Rachel McCrea for their comments on an earlier draft. This work was supported by a grant from the French National Game and Wildlife Agency (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) and a grant from the Jeunes Chercheuses et Jeunes Chercheurs program of the French ANR (ANR-08-JCJC-0028-01).

#### LITERATURE CITED

- Beyer, D., T. Hogrefe, R. B. Peyton, P. Bull, J. P. Burroughs, and P. Lederle, editors. 2006. Review of social and biological science relevant to wolf management in Michigan. Michigan Department of Natural Resources, Lansing, Michigan, USA.
- Beyer, D. E., B. J. Roell, and D. H. Lonsway. 2004. 2003 Survey of the gray wolf population in Michigan's Upper Peninsula. Michigan Department of Natural Resources, Marquette, Michigan, USA.
- Blanco, J., S. Reig, and L. De la Cuesta. 1992. Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biological Conservation* 60:73–80.
- Blouin, M. S. 2003. DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 18:503–511.
- Boulanger, J., S. Himmer, and C. Swan. 2004. Monitoring of grizzly bear population trends and demography using DNA mark-recapture methods in the Owikeno Lake area of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 2:1267–1277.
- Breitenmoser, U. 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83:279–289.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Carothers, A. D. 1973. The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics* 29:79–100.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Second edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chapron, G., S. Legendre, R. Ferriere, J. Clobert, and R. G. Haight. 2003. Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies* 326:575–587.

- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. Modeling demographic processes in marked populations. Springer, New York, New York, USA.
- Ciucci, P., W. Reggioni, L. Maiorano, and L. Boitani. 2009. Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps. *Journal of Wildlife Management* 73:1300–1306.
- Clark, J. D., F. T. van Manen, and M. R. Pelton. 2005. Bait stations, hard mast, and black bear population growth in Great Smoky Mountains National Park. *Journal of Wildlife Management* 69:1633–1640.
- Coleman, K. 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour* 56:927–936.
- Crespin, L., R. Choquet, M. Lima, J. Merritt, and R. Pradel. 2008. Is heterogeneity of catchability in capture–recapture studies a mere sampling artifact or a biologically relevant feature of the population? *Population Ecology* 50:247–256.
- Crespin, L., M. P. Harris, J.-D. Lebreton, and S. Wanless. 2006. Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology* 37:273–282.
- Crete, M., and F. Messier. 1987. Evaluation of indices of gray wolf, *Canis lupus*, density in hardwood–conifer forests of southwestern forests of southwestern Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 101:147–152.
- Cubaynes, S., R. Pradel, R. Choquet, C. Duchamp, J. M. Gaillard, J.-D. Lebreton, E. Marboutin, C. Miquel, A. M. Reboulet, C. Poillot, P. Taberlet, and O. Gimenez. 2010. Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology* 24:621–626.
- Davis, S. A., L. K. Akison, L. N. Farroway, and G. R. Singleton. 2003. Abundance estimators and truth: Accounting for individual heterogeneity in wild house mice. *Journal of Wildlife Management* 67:634–645.
- Devineau, O., R. Choquet, and J.-D. Lebreton. 2006. Planning capture–recapture studies: straightforward precision, bias, and power calculations. *Wildlife Society Bulletin* 34:1028–1035.
- Ebert, C., D. Huckschlag, H. K. Schulz, and U. Hohmann. 2009. Can hair traps sample wild boar (*Sus scrofa*) randomly for the purpose of non-invasive population estimation? *European Journal of Wildlife Research* 56:583–590.
- Ebert, C., F. Knauer, I. Storch, and U. Hohmann. 2010. Individual heterogeneity as a pitfall in population estimates based on non-invasive genetic sampling: a review and recommendations. *Wildlife Biology* 16:225–240.
- European Commission Environment. 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. European Commission Environment, Brussels, Belgium. ([http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index\\_en.htm](http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index_en.htm))
- Fabbri, E., et al. 2007. From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology* 16:1661–1671.
- Franklin, A. B., et al. 2004. Population dynamics of California Spotted Owl (*Strix occidentalis occidentalis*). *Ornithological Monographs* 54:1–110.
- Harmsen, B. J., R. J. Foster, and C. Patrick Doncaster. 2010. Heterogeneous capture rates in low density populations and consequences for capture–recapture analysis of camera-trap data. *Population Ecology* 1–7. [doi: 10.1007/s10144-010-0211-z]
- Harrington, F. H., and L. D. Mech. 1983. Wolf pack spacing: howling as a territory-independent spacing mechanism in a territorial population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:161–168.
- Hines, J. E., and J. D. Nichols. 2002. Investigations of potential bias in the estimation of lambda using Pradel's 1996 model for capture–recapture data. *Journal of Applied Statistics* 29:573–587.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. S. Kumar, and J. E. Hines. 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture–recapture sampling. *Ecology* 87:2925–2937.
- Kohn, M. H., E. C. York, D. A. Kamradt, G. Haight, R. M. Sauvajot, and R. K. Wayne. 1999. Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:1–7.
- Link, W. A., J. Yoshizaki, K. H. Pollock, and L. Bailey. 2010. Uncovering a latent multinomial: analysis of mark–recapture data with misidentification. *Biometrics* 66:178–185.
- Lowe, W. H., M. A. McPeck, G. E. Likens, and B. J. Cosentino. 2008. Linking movement behaviour to dispersal and divergence in plethodontid salamanders. *Molecular Ecology* 17:4459–4469.
- Lukacs, P. M., and K. P. Burnham. 2005. Review of capture–recapture methods applicable to noninvasive genetic sampling. *Molecular Ecology* 14:3909–3919.
- Marboutin, E., and C. Duchamp. 2005. Gestion adaptative de la population de loup en France: du monitoring à l'évaluation des possibilités de prélèvements. ONCFS [Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage] Rapport Scientifique 1:14–19.
- Marucco, F., D. H. Pletscher, L. Boitani, M. K. Schwartz, K. L. Pilgrim, and J.-D. Lebreton. 2009. Wolf survival and population trend using noninvasive capture–recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology* 46:1003–1010.
- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. Wolf social ecology. Pages 1–34 in L. D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves. Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Miquel, C., E. Bellemain, C. Poillot, J. Bessiere, A. Durand, and P. Taberlet. 2006. Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. *Molecular Ecology Notes* 6:985–988.
- Mondol, S., K. U. Karanth, N. S. Kumar, A. M. Gopalaswamy, A. Andheria, and U. Ramakrishnan. 2009. Evaluation of non-invasive genetic sampling methods for estimating tiger population size. *Biological Conservation* 142:2350–2360.
- Nichols, J. M., L. Moniz, J. D. Nichols, L. M. Pecora, and E. Cooch. 2005. Assessing spatial coupling in complex population dynamics using mutual prediction and continuity statistics. *Theoretical Population Biology* 67:9–21.
- Patterson, B. R., and D. L. Murray. 2008. Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment: A case study for wolves in Algonquin Park, Canada. *Biological Conservation* 141:669–680.
- Pledger, S., K. H. Pollock, and J. L. Norris. 2003. Open capture–recapture models with heterogeneity: I. Cormack–Jolly–Seber model. *Biometrics* 59:786–794.
- Pradel, R. 1996. Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52:703–709.
- Pradel, R., R. Choquet, M. Lima, J. Merritt, and L. Crespin. 2009. Estimating population growth rate from capture–recapture data in presence of capture heterogeneity. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 15:248–258.
- Rabinowitz, A., and K. A. Zeller. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143:939–945.
- Regan, H. M., Y. Ben-Haim, B. Langford, W. G. Wilson, P. Lundberg, S. J. Andelman, and M. A. Burgman. 2005. Robust decision-making under severe uncertainty for con-

- servation management. *Ecological Applications* 15:1471–1477.
- Rutledge, L. Y., B. R. Patterson, K. J. Mills, K. M. Loveless, D. L. Murray, and B. N. White. 2009. Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. *Biological Conservation* 143:332–339.
- Skalski, J. R., A. Hoffmann, and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. Pages 9–28 in J.-D. Lebreton and P. M. North, editors. *Marked individuals in the study of bird populations*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- Smith, D. A., K. Ralls, A. Hurt, B. Adams, M. Parker, B. Davenport, M. C. Smith, and J. E. Maldonado. 2003. Detection and accuracy rates of dogs trained to find scats of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Animal Conservation* 6:339–346.
- Summerlin, C. T., and J. L. Wolfe. 1973. Social influences on trap response of the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Ecology* 54:1156–1159.
- Taberlet, P., S. Griffin, B. Goossens, S. Questiau, V. Manceau, N. Escaravage, P. L. Waits, and J. Bouvet. 1996. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research* 24:3189–3194.
- Taberlet, P., and G. Luikart. 1999. Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:41–55.
- Tavecchia, G., R. Pradel, V. Boy, A. R. Johnson, and F. Cezilly. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecology* 82:165–174.
- Treves, A., L. Naughton-Treves, E. K. Harper, D. J. Mladenoff, R. A. Rose, T. A. Sickley, and A. P. Wydeven. 2004. Predicting human–carnivore conflict: a spatial model derived from 25 years of data on wolf predation on livestock. *Conservation Biology* 18:114–125.
- Valière, N., L. Fumagalli, L. Gielly, C. Miquel, B. Lequette, M. L. Pouille, J. M. Weber, R. Arlettaz, and P. Taberlet. 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation* 6:83–92.
- Vila, C., V. Urios, and J. Castroviejo. 1994. Use of faeces for scent marking in Iberian wolves (*Canis lupus*). *Canadian Journal of Zoology* 72:374–377.
- Villella, R. F., D. R. Smith, and D. P. Lemarie. 2004. Estimating survival and recruitment in a freshwater mussel population using mark–recapture techniques. *American Midland Naturalist* 151:114–133.
- Wilson, G. J., A. C. Frantz, L. C. Pope, T. J. Roper, T. A. Burke, C. L. Cheeseman, and R. J. Delahay. 2003. Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. *Journal of Applied Ecology* 40:658–666.
- Wright, J. A., R. J. Barker, M. R. Schofield, A. C. Frantz, A. E. Byrom, and D. M. Gleeson. 2009. Incorporating genotype uncertainty into mark–recapture-type models for estimating abundance using DNA samples. *Biometrics* 65:833–840.
- Zimen, E., and L. Boitani. 1975. Number and distribution of wolves in Italy. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 40:102–112.

#### APPENDIX A

Population growth rate bias and mean-square error in the heterogeneous model and the homogeneous model fitted to simulated data (*Ecological Archives* A021-130-A1).

#### APPENDIX B

Survival and seniority bias and mean-square error in the model with heterogeneity vs. a model with homogeneity (*Ecological Archives* A021-130-A2).

*Ecological Archives A021-130-A1*

**Lucile Marescot, Roger Pradel, Christophe Duchamp, Sarah Cubaynes, Eric Marboutin, Rémi Choquet, Christian Miquel, and Olivier Gimenez. 2011 Capture–recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications* 21:2898–2907.**

Appendix A (TABLE A1). A table showing population growth rate bias (bold) and mean-square error (within brackets) in the heterogeneous model  $(\varphi, p_{het}, \gamma)$  and the homogeneous model  $(\varphi, p, \gamma)$ . These models were fitted to data simulated with the following parameters:  $\varphi = 0.85$ ,  $p_1 = 0.9$ ,  $p_2 = (0.1; 0.3; 0.5; 0.7; 0.9)$ , and  $\lambda = (0.95; 1; 1.05)$ . See text for details.

Model	Population growth rate	$p_2 = 0.1$	$p_2 = 0.3$	$p_2 = 0.5$	$p_2 = 0.7$	$p_2 = 0.9$
$(\varphi, p_{het}, \gamma)$	$\lambda = 1$	$-6.3 \times 10^{-2}$ ( $4.1 \times 10^{-3}$ )	$-3.0 \times 10^{-2}$ ( $9.9 \times 10^{-4}$ )	$-1.5 \times 10^{-2}$ ( $2.9 \times 10^{-4}$ )	$-6.4 \times 10^{-3}$ ( $9.4 \times 10^{-5}$ )	$-6.6 \times 10^{-4}$ ( $3.8 \times 10^{-5}$ )
$(\varphi, p, \gamma)$		$-6.6 \times 10^{-2}$ ( $4.5 \times 10^{-3}$ )	$-3.2 \times 10^{-2}$ ( $1.1 \times 10^{-3}$ )	$-1.5 \times 10^{-2}$ ( $3.0 \times 10^{-4}$ )	$-6.4 \times 10^{-3}$ ( $9.4 \times 10^{-5}$ )	$-6.1 \times 10^{-4}$ ( $3.8 \times 10^{-5}$ )
$(\varphi, p_{het}, \gamma)$	$\lambda = 1.05$	$-5.1 \times 10^{-2}$ ( $2.9 \times 10^{-3}$ )	$-2.3 \times 10^{-2}$ ( $6.0 \times 10^{-4}$ )	$-9 \times 10^{-3}$ ( $1.4 \times 10^{-4}$ )	$-1.2 \times 10^{-3}$ ( $3.3 \times 10^{-5}$ )	$3.4 \times 10^{-3}$ ( $4.3 \times 10^{-5}$ )
$(\varphi, \gamma, p)$		$-5.4 \times 10^{-2}$ ( $3.3 \times 10^{-3}$ )	$-2.4 \times 10^{-2}$ ( $6.9 \times 10^{-4}$ )	$-1.0 \times 10^{-2}$ ( $1.5 \times 10^{-4}$ )	$-1.2 \times 10^{-3}$ ( $3.3 \times 10^{-5}$ )	$3.8 \times 10^{-3}$ ( $4.3 \times 10^{-5}$ )
$(\varphi, p_{het}, \gamma)$	$\lambda = 0.95$	$-5.5 \times 10^{-2}$ ( $3.2 \times 10^{-3}$ )	$-1.7 \times 10^{-2}$ ( $4.2 \times 10^{-4}$ )	$-1.7 \times 10^{-2}$ ( $1.1 \times 10^{-4}$ )	$7.7 \times 10^{-3}$ ( $1.0 \times 10^{-4}$ )	$1.3 \times 10^{-2}$ ( $2.0 \times 10^{-3}$ )
$(\varphi, \gamma, p)$		$-5.3 \times 10^{-2}$ ( $2.9 \times 10^{-3}$ )	$-1.8 \times 10^{-2}$ ( $4.0 \times 10^{-4}$ )	$-2.1 \times 10^{-2}$ ( $1.0 \times 10^{-4}$ )	$7.8 \times 10^{-3}$ ( $1.0 \times 10^{-4}$ )	$1.3 \times 10^{-2}$ ( $2.0 \times 10^{-3}$ )

[\[Back to A021-130\]](#)

*Ecological Archives A021-130-A2*

**Lucile Marescot, Roger Pradel, Christophe Duchamp, Sarah Cubaynes, Eric Marboutin, Rémi Choquet, Christian Miquel, and Olivier Gimenez. 2011 Capture–recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications* 21:2898–2907.**

Appendix B (TABLE B1). A table showing survival and seniority bias (bold) and mean-square error (within brackets) in the model with heterogeneity ( $\varphi, p_{\text{het}}, \gamma$ ) versus a model with homogeneity ( $\varphi, p, \gamma$ ). These models were fitted to data simulated with the following parameters:  $\varphi = 0.85, p_1 = 0.9, p_2 = (0.1; 0.3; 0.5; 0.7; 0.9)$ , and  $\lambda = (0.95; 1; 1.05)$ . See text for details.

Model	Growth rate	$p_2 = 0.1$		$p_2 = 0.3$		$p_2 = 0.5$		$p_2 = 0.7$		$p_2 = 0.9$	
		$\varphi$	$\gamma$	$\varphi$	$\gamma$	$\varphi$	$\gamma$	$\varphi$	$\gamma$	$\varphi$	$\gamma$
$(\varphi, p_{\text{het}}, \gamma)$	$\lambda = 1$	$-3.3 \times 10^{-2}$ (0.0011)	$-3.1 \times 10^{-2}$ (0.0008)	$-5 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$2.6 \times 10^{-2}$ (0.0006)	$8.2 \times 10^{-4}$ (0.0002)	$1.6 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$2.3 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$8.8 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$1.8 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$2.5 \times 10^{-3}$ (0.0001)
$(\varphi, p, \gamma)$		$-5.3 \times 10^{-2}$ (0.0027)	$8.4 \times 10^{-2}$ (0.0002)	$-2.3 \times 10^{-2}$ (0.0006)	$9.4 \times 10^{-2}$ (0.0001)	$-6 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$9.4 \times 10^{-2}$ (0.0001)	$4 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$6.9 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$1.5 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$2.1 \times 10^{-3}$ (0.00004)
$(\varphi, p_{\text{het}}, \gamma)$	$\lambda = 1.05$	$-2.2 \times 10^{-2}$ (0.0006)	$2.9 \times 10^{-2}$ (0.0007)	$-2.2 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$2.0 \times 10^{-2}$ (0.0004)	$1.9 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$1 \times 10^{-2}$ (0.0001)	$3 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$3.6 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$2.1 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$-2.2 \times 10^{-3}$ (0.0001)
$(\varphi, p, \gamma)$		$-5.0 \times 10^{-2}$ (0.0021)	$3.2 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$-2.3 \times 10^{-2}$ (0.0005)	$5.0 \times 10^{-4}$ (0.0001)	$-6.5 \times 10^{-3}$ (0.0002)	$2.3 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$7.0 \times 10^{-4}$ (0.0001)	$1.3 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$1.9 \times 10^{-3}$ (0.0001)	$-2.6 \times 10^{-3}$ (0.0000)

[\[Back to A021-130\]](#)

---

---

ARTICLE 2

---

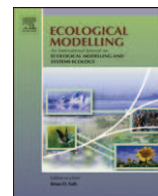
---

MARESCOT, L., OLIVIER, G., DUCHAMP, C., MARBOUTIN, E.,  
CHAPRON, G.(2012).

REDUCING MATRIX POPULATION MODELS WITH  
APPLICATION TO SOCIAL ANIMAL.

---

---



## Short communication

## Reducing matrix population models with application to social animal species

Lucile Marescot<sup>a,b,\*</sup>, Olivier Gimenez<sup>a</sup>, Christophe Duchamp<sup>b</sup>, Eric Marboutin<sup>c</sup>, Guillaume Chapron<sup>d</sup><sup>a</sup> Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier, France<sup>b</sup> Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA prédateurs et animaux déprédateurs, Parc Micropolis, F-05000 Gap, France<sup>c</sup> Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ZI Mayencin, 5 allée de Béthléem, F-38610 Gières, France<sup>d</sup> Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, 73091 Riddarhyttan, Sweden

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 21 December 2011

Received in revised form 18 February 2012

Accepted 20 February 2012

Available online 28 March 2012

## Keywords:

Stage-structured models

Reduction

Social animals

*Canis lupus*

Conservation

## ABSTRACT

Stage-structured matrix models are commonly used to inform management decisions for species with complex life cycles. These models require information on the number or proportion of individuals in each stage. However, complex life cycles, such as those in species exhibiting a complex social organization, can make these data difficult to obtain. The discrete time structure of matrix models makes them reducible, meaning that full models can be simplified by removing some stages. We illustrate the method by reducing the life cycle of wolf (*Canis lupus*) on which culling and conservation plans often lead to controversial debates. Starting from a 4-stage matrix incorporating social stages, we obtained several reduced models of increasing simplicity all showing similar demographic outcomes to the full model. We found that asymptotic growth rates of reduced models were in close agreement with empirical data. Our approach can offset the lack of information on individual stage abundance and therefore be valuable when using matrix models for wildlife management when data on certain stages are sparse.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Matrix population models are widely used in ecological modelling. In stage-structured models, individuals are assigned to different stages (e.g., morphological for insects or phenological for plants) and all individuals within a same stage are assumed to be identical (Birt et al., 2009). Matrix models are commonly used in demographic studies to obtain estimates of the asymptotic population growth rate, population size and stable stage distribution (Caswell, 2001). When used in decision theory, population matrix models can be combined with an optimization procedure to choose between alternative management strategies (Haight et al., 2002; Chadès et al., 2011).

Matrix models are parameterized with demographic rates such as fertility or survival, which require calibration from data that are sometimes difficult to collect in the field (Gimenez et al., 2012). Social species are typical examples of complex life cycles for which data can be hard to obtain. Social species are organisms living in groups of more or less interactive and related individuals that maintain common social behaviours within and across groups (Wilson, 1975). Neglecting the social structure in a matrix model can lead to biased estimation of population trends and consequently misinform management decisions and negatively impact

species conservation (Brault and Caswell, 1993; Carroll et al., 2003). It is therefore important that the complexity of a population matrix model reflects the species biology while staying within the scope of available empirical data.

In this note, we demonstrate how matrix reduction can be used to simplify demographic models so that they can match the available data. Reduction of a stage-structured model consists in removing certain stages of the life cycle and merging transitions between them without affecting the population dynamics (Caswell, 2001; Wielgus et al., 2001). By doing so, demographic parameters remain the same and the only information that is lost is the number of individuals belonging to life stages that were collapsed (Caswell, 2001). A reduced matrix provides a simpler model while maintaining the biological integrity of a full stage-structured model it is issued from. Hence it allows focusing on life stages easy to monitor and manage. We showcase the approach using a case study on wolf population dynamics.

## 2. Materials and methods

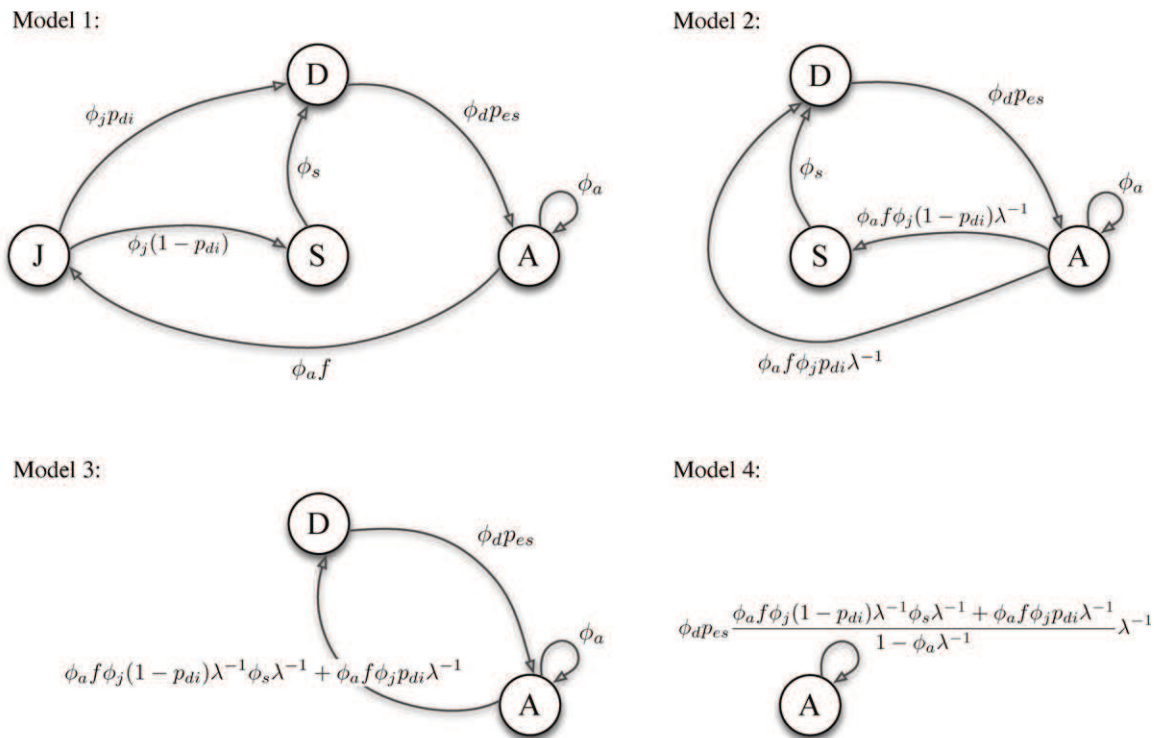
## 2.1. A four-stage model reflecting wolf social organization

The wolf (*Canis lupus*) is a social species living in packs. A pack is a breeding unit, generally composed of a dominant male and a dominant female (the alpha pair) – the only pair of breeders – and their offspring of several generations. When juveniles reach their complete sexual maturity between 1 and 3 years of age, they tend

\* Corresponding author.

E-mail address: [lucile.marescot@cefe.cnrs.fr](mailto:lucile.marescot@cefe.cnrs.fr) (L. Marescot).





**Fig. 1.** Complete wolf life cycle graph of model 1, structured in 4 stages (J for juveniles, D for dispersers, S for subordinates and A for alpha) and z-transformed life cycle graphs in models 2, 3 and 4. Parameters notations are:  $f$  for fertility rate;  $\phi_j, \phi_a, \phi_s$  and  $\phi_a$ , respectively, for survival rate of juveniles, dispersers, subordinates and alphas,  $p_{di}$  and  $p_{es}$  for the probability of dispersing and of establishing a new pack and finally  $\lambda$  for asymptotic growth rate.

to disperse and to establish a new pack in another territory. In the present study, we considered a female-only pre-breeding model organized in four stages: juveniles, dispersers, subordinates and alphas (see model 1 in Fig. 1). Only the alpha female breeds, producing a single litter of pups every year. Those pups later become juveniles, which may not be fully sexually mature and will either disperse or become subordinates. After reaching sexual maturity, individuals disperse and look for a mate to establish a new pack (Mech and Boitani, 2003). Subordinates consist of sexually mature individuals that have not dispersed yet and are inhibited from breeding by the alpha's presence (Zimen, 1975). As most individuals disperse within 3 years, there are few subordinates above that age. For simplicity we assume that an alpha never loses its status and that all subordinates disperse before 3 years. We also assume that subordinates never directly transition to being an alpha because subordinates rarely become dominant in their natal pack.

2.2. Model calibration

Our model has four parameters that allow individuals to move from one stage to another: survival and dispersal probabilities, per capita fertility rate of female alpha and probability to establish a new pack. We run simulations over a mortality gradient ranging from 0 to 0.8 with an increment of 0.01 (Appendix 1). For each value of the mortality gradient, we run 10,000 Monte Carlo iterations in which survival probabilities are drawn in a normal distribution with a mean equal to the complementary of mortality rate and a standard deviation (SD) of 0.1. This value reflects uncertainty in survival and is estimated from a capture–recapture analysis on the French wolf population (Cubaynes et al., 2010). Because most wolf surveys estimate individual mean survival whatever their social status is, we follow the same approach in our simulations and give the same value to survival of different stages (Mech and Boitani, 2003; Fuller, 1989). We also run supplementary simulations with

the more biologically realistic assumption of survival rate differing across stages (MacNulty et al., 2009) and find that our conclusions are not affected by this assumption (Appendix 2). In these simulations, for each step of the mortality gradient, we investigate different survival rate of juveniles and dispersers, always by setting them at a lower rate of the alpha survival. Per capita fertility rate ( $f$ ) is the average number of births per breeder and per year. Since our model includes only females,  $f$  is set to the average litter size divided by 2. Empirical studies on wolf populations suggest that litter size varies from 4 to 9 pups (Mech and Boitani, 2003; Fuller, 1989; Miller et al., 2002; Webb et al., 2011). We therefore draw fertility rate from a uniform distribution varying from 2 to 4.5. Annual dispersal rate ( $p_{di}$ ) in natural populations generally varies between 0.10 and 0.40 (Mech and Boitani, 2003; Fuller, 1989; Webb et al., 2011), and 10,000 values of this parameter are drawn from a uniform distribution between 0.1 and 0.4. Dispersal is usually regarded as a single individual looking for a mate in a buffer zone from 5 to 70 km outside the territory boundaries (Fuller, 1989). Beyond this range, individuals are regarded as emigrants and below as transients still belonging to the pack (Messier, 1985). Solitary wolves that survived but did not manage to establish a new pack are regarded as emigrants having left the population. Most of wolf studies using radio-telemetry data show that between 0 and 25% of the wolf population manage to settle new packs each month (Fuller, 1989; Keith et al., 1983). Averaging this estimation on the year and for the disperser population only, we set the pack establishment parameter  $p_{es}$  to vary uniformly between 0.3 and 0.7.

2.3. Deterministic structure of the four-stage model as the basis for reduction

First, we consider a deterministic version of the four-stage model described above (model 1) as the framework for application of transformation rules for life-cycle graphs (Caswell, 2001; e.g.,

Chapron et al., 2008; Wielgus et al., 2001). The population dynamics follows an exponential growth via a discrete-time Markov chain model (Heppell et al., 2000) formalized as  $N_{t+1} = AN_t$  where  $N_t$  and  $N_{t+1}$  are, respectively, vectors of abundance in each stage at time  $t$  and  $t + 1$  and  $A$  is the stage projection matrix representing the wolf life cycle:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & f \cdot \varphi_a \\ \varphi_j \cdot p_{di} & 0 & \varphi_s & 0 \\ \varphi_j \cdot (1 - p_{di}) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \varphi_d \cdot p_{es} & 0 & \varphi_a \end{bmatrix}$$

where  $\varphi_a$ ,  $\varphi_j$ ,  $\varphi_d$  and  $\varphi_s$  are the alpha, juvenile dispersers and subordinates survival probabilities.

#### 2.4. The z-transformed method for reduced life cycle graphs

Before reducing a life cycle, the model needs to be z-transformed, which consists in multiplying  $\lambda^{-1}$  to parameters of a transition from one stage to another where  $\lambda$  is the asymptotic population growth rate, calculated from the dominant value of the eigenvector of the deterministic projection matrix of model 1 (Heppell et al., 2000). Caswell's characteristic equation states that the determinant of a z-transformed matrix for reduced life cycle is equal to 0. In other words, the sum of all life cycle loops must be equal to 1, with a loop being a path starting from one stage and going back to that same stage.

For a stage-structured matrix model the characteristic equation can be formulated as

$$\sum_i L(i) = 1$$

with  $L(i)$  standing for the  $i$ th loop of the z-transformed life cycle graph.

For instance in model 1, there are 3 loops, and any of these 3 are disjoint since they are all going through the alpha state:

$$L(1) = \varphi_a \cdot \lambda^{-1}$$

$$L(2) = p_{di} \cdot \varphi_j \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-3}$$

$$L(3) = ((1 - p_{di}) \cdot \varphi_j \cdot \varphi_d \cdot \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-4})$$

The exponent of the inverse of the asymptotic growth rate in each loop reflects how many years are required for an individual to go from one stage to another. In our case, a four-stage z-transformed model must verify:

$$\begin{aligned} \varphi_a \cdot \lambda^{-1} + p_{di} \cdot \varphi_j \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-3} + (1 - p_{di}) \cdot \varphi_j \cdot \varphi_d \cdot \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-4} &= 1 \\ \varphi_a + p_{di} \cdot \varphi_j \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-2} + (1 - p_{di}) \cdot \varphi_j \cdot \varphi_d \cdot \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-3} &= \lambda \\ p_{di} \cdot \varphi_j \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-2} + (1 - p_{di}) \cdot \varphi_j \cdot \varphi_d \cdot \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-3} &= \lambda - \varphi_a \end{aligned}$$

which is equivalent to:

$$\frac{p_{di} \cdot \varphi_j \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-2} + (1 - p_{di}) \cdot \varphi_j \cdot \varphi_d \cdot \varphi_d \cdot p_{es} \cdot \varphi_a \cdot f \cdot \lambda^{-3}}{\lambda - \varphi_a} = 1 \quad (1)$$

#### 2.5. Reduction of the wolf life cycle from a four-stage model to a one-stage model

The reduction method is similar to the 'signal flow graph' method (Mason, 1953), in which we remove some categorical variable in a matrix model while preserving all its dynamic properties, in this case the asymptotic growth rate. We added uncertainty in parameter estimates to the deterministic four-stage model (model 1) and we successively reduced the life cycle stage by stage.

First, a three-stage model is considered with the juvenile stage removed (see model 2 in Fig. 1). This model accounts for the direct transition from the alpha stage to either the subordinates stage with

probability of  $f \cdot \varphi_a \cdot \varphi_j \cdot (1 - p_{di}) \cdot \lambda^{-1}$  or to the disperser stage with probability of  $f \cdot \varphi_a \cdot \varphi_j \cdot p_{di} \cdot \lambda^{-1}$ .

The following reduced model is built from the three-stage reduced model, now with the subordinate stage collapsed (see model 3 in Fig. 1). We obtained a two-stage model describing abundance of dispersers and alphas only. Individuals go directly from the alpha stage to the disperser stage with transition probability  $f \cdot \varphi_a \cdot \varphi_j \cdot \varphi_s \cdot (1 - p_{di}) \cdot \lambda^{-2} + f \cdot \varphi_a \cdot \varphi_j \cdot p_{di} \cdot \lambda^{-1}$ .

The last and most reduced model accounts only for the number of female alphas. The dynamics within this single stage model reflects the temporal dynamic of established packs (model 4 in Fig. 1). It is obtained by multiplying the expression for the transition between alpha and dispersers with the expression for the transition between disperser and alpha. The self-loop standing for the surviving alpha is reduced by dividing the total expression by  $1 - \varphi_a \cdot \lambda^{-1}$ , which give an asymptotic growth rate of

$$\begin{aligned} \lambda &= [\varphi_a \cdot f \cdot \varphi_s \cdot \varphi_j \cdot (1 - p_{di}) \cdot p_{di} \cdot \lambda^{-2} + \varphi_a \cdot f \cdot \varphi_j \cdot p_{di} \cdot \lambda^{-1}] \\ &\cdot \left[ \frac{\varphi_d \cdot p_{es} \cdot \lambda^{-1}}{1 - \varphi_a \cdot \lambda^{-1}} \right] \quad (2) \end{aligned}$$

Now multiplying both sides by  $\lambda^{-1}$  leads to Eq. (1), meaning that after successive stages being reduced, our transformed model still solves Caswell's characteristic equation.

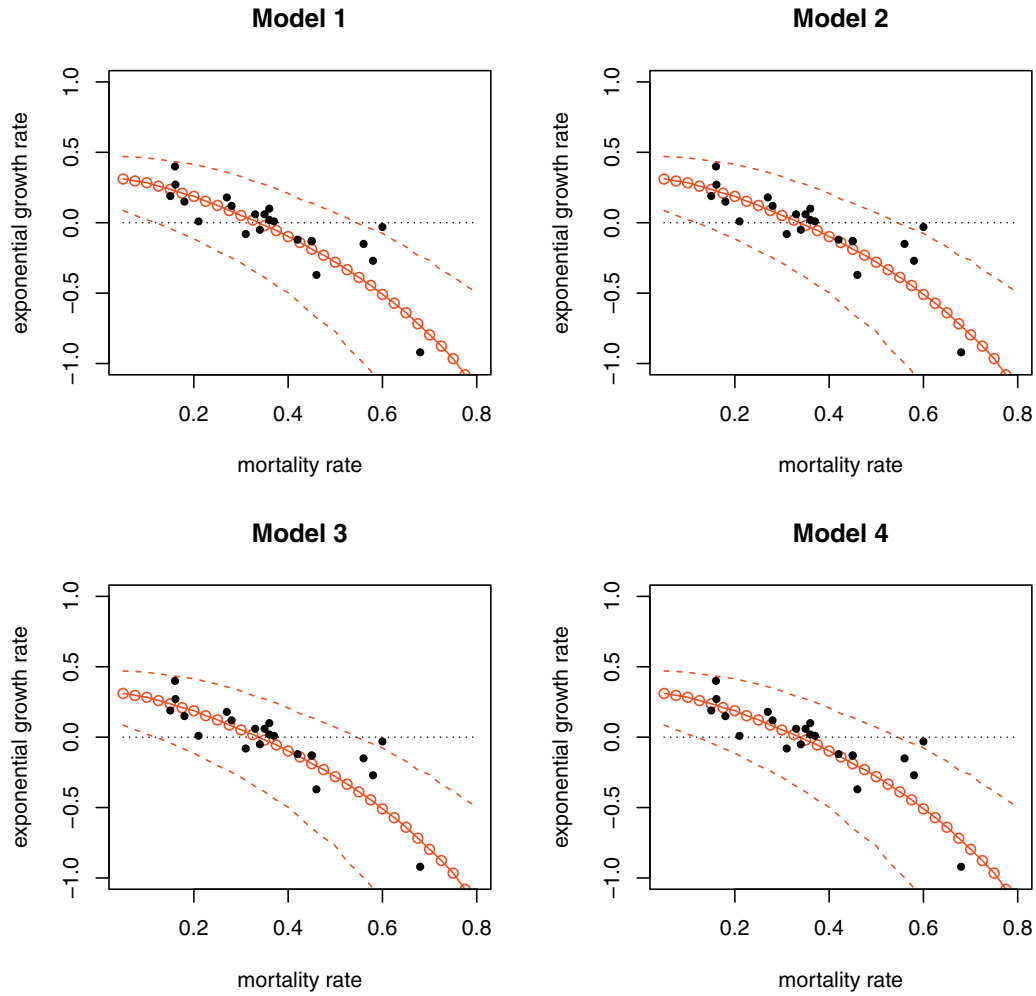
#### 2.6. Model validation

We compared model results to check that the matrix reduction did not affect population dynamics with regards to the asymptotic growth rate (Fig. 2). To do so, we calculated the median and 95% confidence interval of the exponential rate of increase obtained from the 10,000 simulations as a function of mortality rate (Fig. 2, Appendix 1). We also validate the accuracy and reliability of reducing matrix by checking that population dynamics did not differ between our models by comparing the median exponential rate of increase of the full and reduced model calculated with different survival rates across stages (Appendix 2).

To explore how well the models fit to empirical data, we graphically explored the outputs obtained with stage-invariant survival rates, and overlaid empirical rate of increase observed in many wolf populations given their estimated mortality found in the literature. We choose this representation first because mortality and growth rate are two demographic parameters common to wolf studies. Second, they are both acknowledged to be good indicators for assessing the species conservation status (Marescot et al., 2011). Empirical data were extracted from the wolf monograph by Fuller (1989) and updated with other wolf studies summarized in Mech and Boitani (2003). We also added a recent estimate of the rate of increase of the wolf population in the French Alps (Marescot et al., 2011) (Table 1). We performed a Kolmogorov test to statistically evaluate how well the models fit the data (Quinn and Keough, 2002).

### 3. Results

All models adequately represented wolf population dynamics. The asymptotic growth rate followed a decreasing trend along the mortality gradient and which was identical between full and reduced models and so, whether survival rate differed or not across stage (Fig. 2, Appendix 2). Asymptotic growth rate calculated from the stage model and its reduced derivatives encompass all data except one data point located at the extreme boundary of the mortality gradient. This dataset is for the East-central Yukon population that exhibited a rate of increase of  $-0.03$  for a mortality rate of 0.60 (Hayes et al., 1991) and is beyond the upper limit of models predictions. Besides this population, most of the data points are close to



**Fig. 2.** Median exponential growth rate (red circles) and 95% confidence intervals, calculated in each model as a function of mortality rate and fitted to empirical data (black points) obtained mostly in Fuller (1989) review of North American wolf populations. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

**Table 1**  
Empirical data and model results of the exponential rate of increase used for the Kolmogorov test as a function of mortality rates found in the literature.

Mortality rate	Median exponential rate of increase	Exponential rate of increase in empirical data	References <sup>a</sup>	Population
0.15	0.237	0.190	Fuller and Keith (1980)	Northeastern Alberta
0.16	0.227	0.400	Hayes and Harestad (2000)	East-central Yukon
0.161	0.229	0.271	Marescot et al. (2011)	French Alps
0.18	0.206	0.150	Wydeven et al. (1995)	Northern Wisconsin
0.21	0.176	0.010	Peterson (1998)	Isle Royale Michigan
0.27	0.094	0.180	Mech et al. (1998)	Denali park Alaska
0.28	0.086	0.120	Fritts and Mech (1981)	Northwestern Minnesota
0.31	0.039	-0.080	Berg and Kuehn (1982)	North central Minnesota
0.33	0.010	0.060	Peterson et al. (1984)	Kenai Peninsula Alaska
0.34	-0.001	-0.050	Peterson and Page (1988)	Isle Royale Michigan
0.35	-0.022	0.060	Messier (1985)	Southwestern Quebec
0.36	-0.033	0.020	Fuller (1989)	North Central Minnesota
0.36	-0.037	0.100	Fuller (1989)	North Central Minnesota
0.37	-0.050	0.010	Forbes and Theberge (1995)	Algonquin Park Ontario
0.42	-0.135	-0.120	Mech (1977, 1986)	North eastern Minnesota
0.45	-0.184	-0.130	Ballard et al. (1997)	Northwestern Alaska
0.45	-0.186	-0.130	Ballard et al. (1987)	South-central Alaska
0.46	-0.202	-0.370	Gasaway et al. (1983)	Interior Alaska
0.56	-0.404	-0.150	Carbyn (1980)	Southwestern Manitoba
0.58	-0.456	-0.270	Ballard et al. (1997)	Northwestern Alberta
0.6	-0.504	-0.030	Hayes et al. (1991)	Southern Yukon
0.68	-0.723	-0.920	Bjorge and Gunson (1983)	Northwestern Alberta

References cited here are issued from Table 6.8 of Fuller et al. in chapter 6 of Mech and Boitani (2003); from Fuller (1989) and from Marescot et al. (2011).

the curve representing the median exponential rate of increase. In the Kolmogorov goodness-of-fit test the null hypothesis assuming that median exponential rates of increase of a model do not differ from the ones observed in natural populations was rejected neither in the original four-stage model ( $D=0.1667$ ,  $p$ -value = 0.799; Table 1) nor in the reduced models that lead to the same values of asymptotic growth rates.

## 4. Discussion

### 4.1. Interpretation of results

Matrix reduction does not affect population trends since asymptotic growth rate remains the same as the juvenile, subordinate and disperser stages are successively removed from the model. Reducing a population matrix model is allowed only on a  $z$ -transformed life cycle graph for which the characteristic equation must be equal to 1 (Caswell, 2001). We perform reduction on an un-transformed graph because in our particular model starting reduction on a transformed graph or un-transformed graph was equivalent (see Eqs. (1) and (2)). When the model is fully reduced, the single loop of the alpha-only model corresponds to the asymptotic growth rate of the full un-transformed model (Eq. (2)). Hence in our specific model, multiplying the transition parameters by  $\lambda^{-1}$  before reduction on the full model, or after reduction on the one-stage model, is equivalent and solves the characteristic equation. We emphasize that such simplification would not be possible on a stage-structured model with disjoint loops. For instance, if emigration was not considered, the surviving dispersers that failed in settling a pack would remain in the disperser stage and because such self loop would be disjointed with the alpha self loop our approach would not be feasible.

We found that our simple reduced stage structured model adequately fits the empirical data even though it required less data than in a full age-structured model (Miller et al., 2002) or in an individual-based model (Chapron et al., 2003; Pitt et al., 2003). Our model predictions along mortality gradient covered all empirical data except the southern Yukon wolf population. We offer two explanations for this discrepancy. First, our matrix models did not account for harvest and the Southern Yukon wolf population experienced one of the strongest harvest pressures amongst the data considered (40% of the population was harvested through culling corresponding to 67% of the total mortality rate) (Hayes et al., 1991). Harvest can lead to a temporary increase of the population growth rate by decreasing competition and favouring pup production and survival, which can explain why this population is above the 95% confidence interval of models predictions (Fuller, 1989; Keith, 1983). Second, this actual population exhibits a high immigration rate, a demographic process that we chose to ignore for the sake of model simplicity.

### 4.2. Management implications

Evaluating the conservation status of large carnivore populations is a real challenge given the difficulty of surveying these species as well as the social and economic consequences of their colonization. The limited field data impedes a precise knowledge of their demography. In many cases of tense social contexts and serious threats of population extinction risks, important decisions need to be made quickly. These decisions often preclude using stage-structured models to evaluate the consequences of management strategies on population trends and status (DeMaso et al., 2011; Heppell et al., 2000). This is unfortunate because such models are well-suited to inform conservation decisions due to their conceptual simplicity, flexibility, ease of computation, and their ability

to be directly parameterized from empirical data (Wisdom et al., 2000). However, their implementation requires calibration with demographic data that are very difficult to estimate especially for elusive, wide ranging, long-live and social species exhibiting multiple stages difficult to observe (Crouse et al., 1987; Brault and Caswell, 1993). Thus, reducing the life cycle of species is a recommended approach to deal problem of studying species with limited count data. It allows focusing on those life stages detectable *in situ* or quantifiable via field, laboratory or computing techniques, thereby allowing more efficient allocation of management and survey effort. It allows mostly focusing on which stage management actions must aim at. For instance, regarding wolf management, it might be relevant to consider a two stage model (individuals in packs and dispersers) and thus investigated the impact of removing a pack members comparing to dispersers. Because reduced models only loose information on number of individuals in particular stages and not on probabilities of transition between these stages, they are consistent with and show the exact same resulting dynamic than a complete stage model.

Optimization methods such as stochastic dynamic programming provide powerful tools for solving the optimal strategy that best achieves management objectives (Chadès et al., 2011). Considering a demographic model with few life stages when coupled with an optimization model would help to avoid a common problem in dynamic programming known as the ‘curse of dimensionality’. This difficulty arises when many state variables (e.g., life stages) are included in the model and the dimension of the state space therefore increases exponentially (Walters and Hilborn, 1978). Despite the many conveniences reduction model brings within the decision process, few matrix models have used reduction so far, and even though they are applied to species threatened of extinction, they are not dealing with social species like wolves (see Chapron et al., 2008 on tigers and Wielgus et al., 2001 on bear populations). In the case of the wolf, keeping only the breeder stage produces a model based on pack dynamic only, which can be relevant for managers. Following the population in terms of number of packs (i.e., number of alpha females) instead of number of individuals in each stage can adequately document the spatial growth of a colonizing population without corrupting estimates of the overall numeric growth. This simple approach of reducing the wolf life cycle can provide simple models to implement in an adaptive management framework by keeping only the stage measurable in the field and regarded as important in terms of the species conservation (Varley and Boyce, 2006).

## Acknowledgments

This work was supported by a grant from the French National Game and Wildlife Agency (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) and a grant from the Jeunes Chercheuses et Jeunes Chercheurs program of the French ANR (ANR-08-JCJC-0028-01). The authors are grateful to Steve Bellan for its comments on an earlier draft.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.02.017.

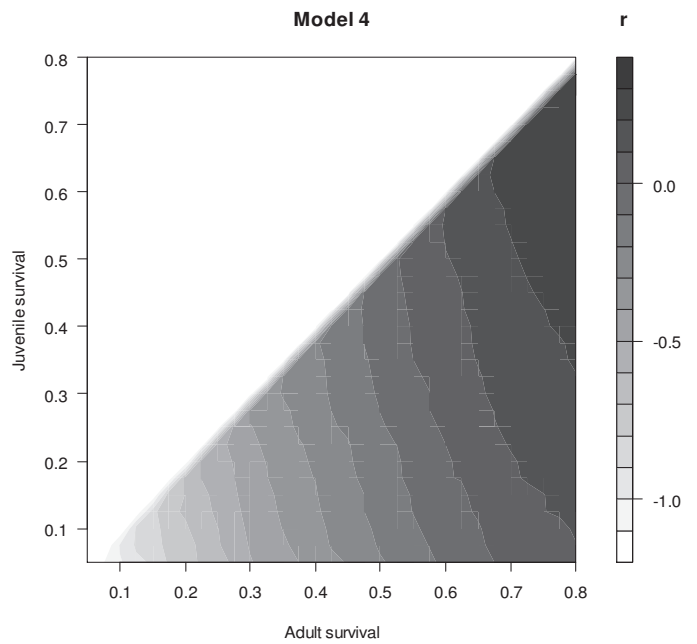
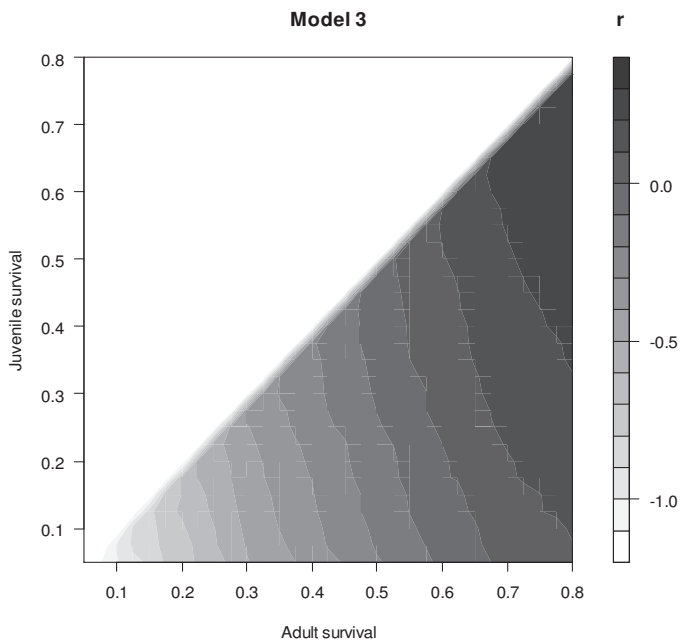
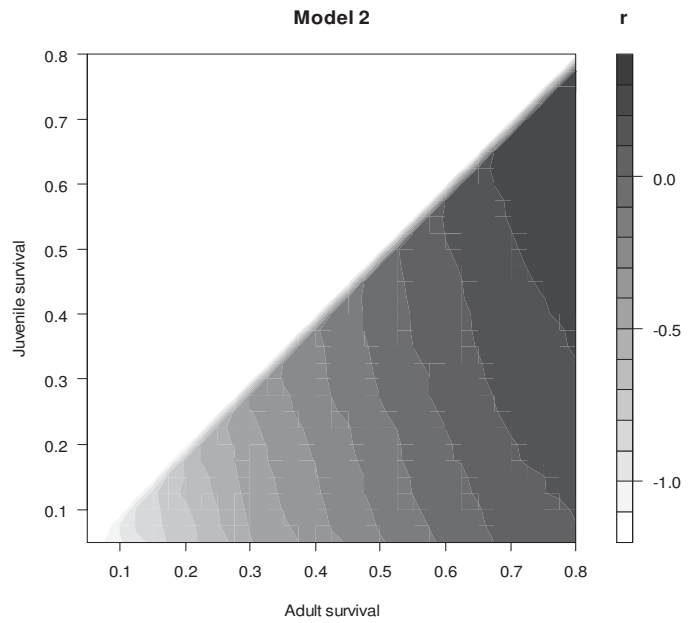
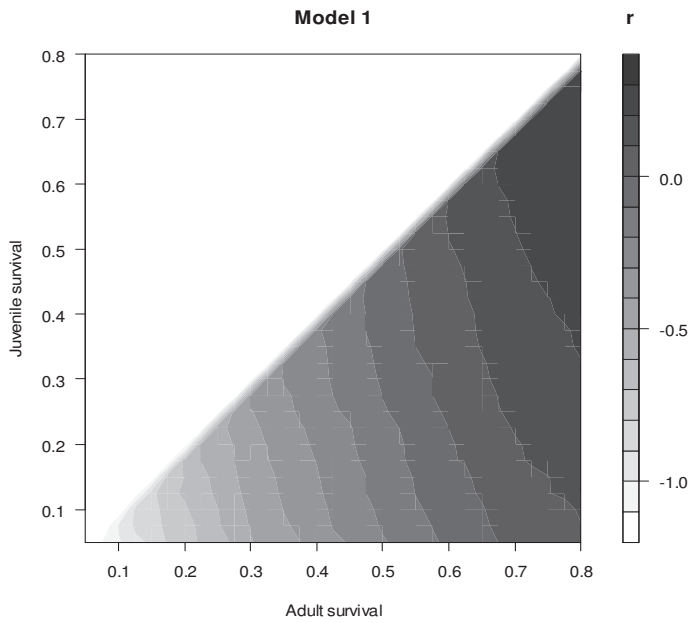
## References

- Birt, A., Feldman, R.M., Cairns, D.M., Coulson, R.N., Tchakerian, M., Xi, W.M., Guldin, J.M., 2009. Stage-structured matrix models for organisms with non-geometric development times. *Ecology* 90, 57–68.
- Brault, S., Caswell, H., 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74, 1444–1454.

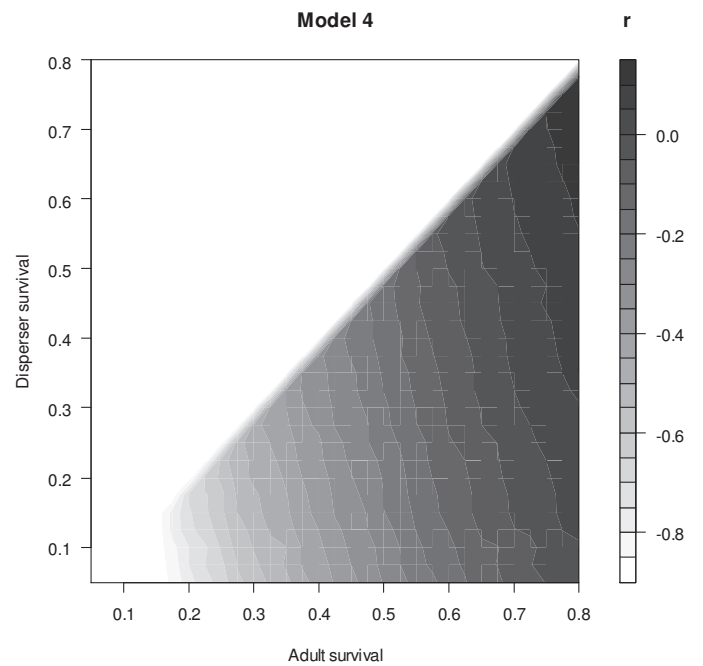
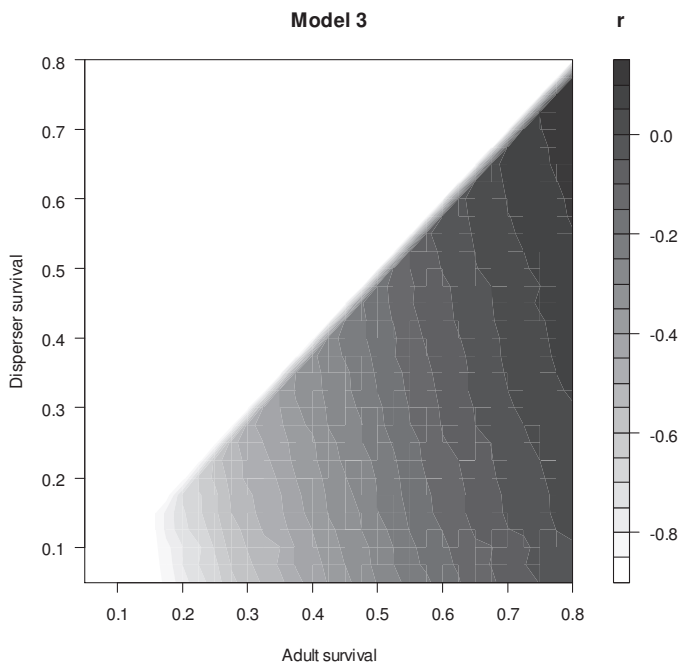
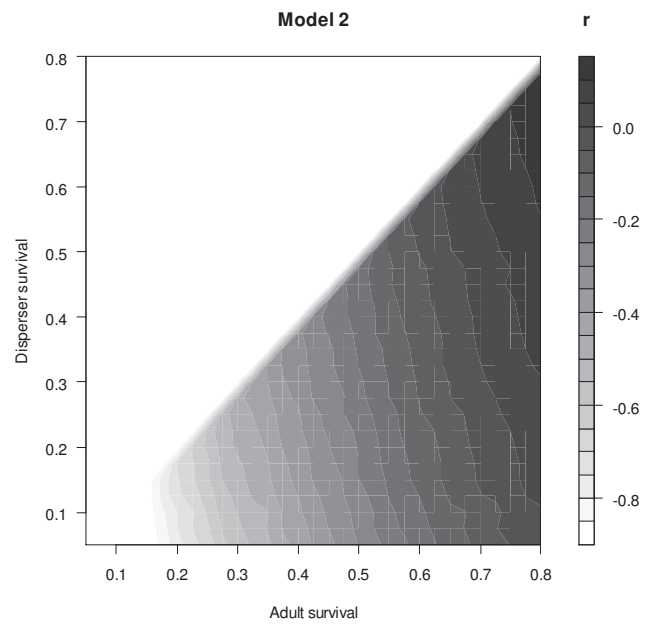
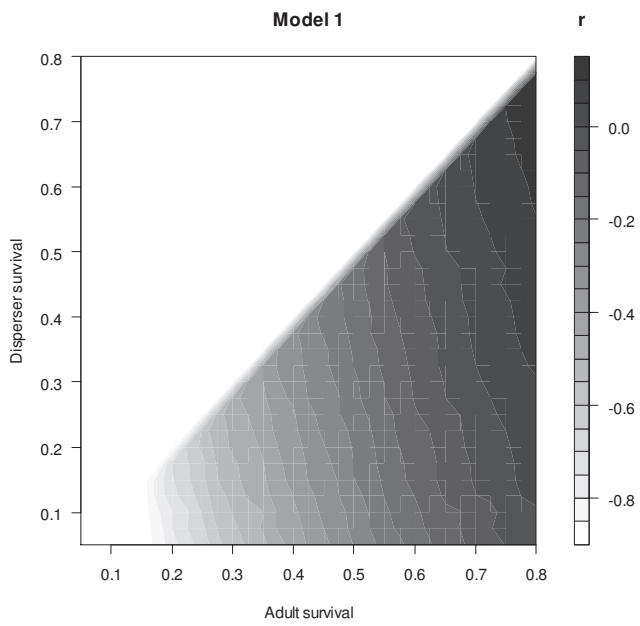
- Carroll, C., Phillips, M.K., Schumaker, N.H., Smith, D.W., 2003. Impacts of landscape change on wolf restoration success: planning a reintroduction program using dynamic spatial models. *Conservation Biology* 17, 536–548.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Chadès, I., Martin, T.G., Nicol, S., Burgman, M.A., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2011. General rules for managing and surveying networks of pests, diseases, and endangered species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 20, 8323–8328.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferriere, R., Clobert, J., Haight, R.G., 2003. Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies* 326, 575–587.
- Chapron, G., Miquelle, D.G., Lambert, A., Goodrich, J.M., Legendre, S., Clobert, J., 2008. The impact on tigers of poaching versus prey depletion. *Journal of Applied Ecology* 45, 1667–1674.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 1987. A stage-based population model for the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) and implications for conservation. *Ecology* 68, 1412–1423.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.M., Lebreton, J.-D., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A.M., Poillot, C., Taberlet, P., Gimenez, O., 2010. Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology* 24, 621–626.
- DeMaso, S.J., Grant, W.E., Hernández, F., Brennan, L.A., Silvy, N.J., Wu, X.B., Bryant, F.C., 2011. A population model to simulate northern bobwhite population dynamics in southern Texas. *Journal of Wildlife Management* 75, 319–333.
- Fuller, T.K., 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105, 1–41.
- Gimenez, O., Lebreton J.-D., Gaillard J.-M., Choquet R., Pradel R., 2012. Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. *Theoretical Population Biology*, doi:10.1016/j.tpb.2012.02.001.
- Haight, R.G., Travis, L.E., Nimerfro, K., Mech, L.D., 2002. Computer simulation of wolf-removal strategies for animal damage control. *Wildlife Society Bulletin* 30, 844–852.
- Hayes, R.D., Baer A.M., Larsen D.G., 1991. Population dynamics and prey relationships on exploited and recovering wolf population in the southern Yukon. Yukon Territory, Fish and Wildlife Branch, Department of Renewable Resources, Final report TR-91-1-67pp.
- Heppell, S.S., Crouse, D.T., Crowder, L.B., 2000. Using matrix models to focus research and management efforts in conservation. In: Person, S., Burgman, M.A. (Eds.), *Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer, New York, pp. 148–168.
- Keith, L.B., 1983. Population dynamics of wolves. In: Carbyn, L.N. (Ed.), *Wolves in Canada and Alaska*. Report Series 45. Canadian Wildlife Service, Ottawa, Canada, pp. 66–77.
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C., Gimenez, O., 2011. Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications* 21, 2898–2907.
- Mason, S.J., 1953. Feedback theory: some properties of signal flow graphs. *Proceedings of the IRE* 44, 920–926.
- Mech, L.D., Boitani, L., 2003. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Messier, F., 1985. Social organisation, spatial distribution and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology* 63, 1068–1077.
- Miller, D.H., Jensen, A.L., Hammill, J.H., 2002. Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling* 151, 271–278.
- MacNulty, D.R., Smith, D.W., Vucetich, J.A., Mech, L.D., Stahler, D.R., Packer, C., 2009. Predatory senescence in ageing wolves. *Ecology Letters* 12, 1347–1356.
- Pitt, W.C., Box, P.W., Knowlton, F.F., 2003. An Individual-based model of canid populations: modeling territoriality and social structure. *Ecological Modelling* 166, 109–121.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- Varley, N., Boyce, M.S., 2006. Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. *Ecological Modelling* 193, 315–339.
- Walters, C.J., Hilborn, R., 1978. Ecological optimization and adaptive management. *Marine Environmental Research* 9, 157–188.
- Webb, N.F., Allen, J.R., Merrill, E.H., 2011. Demography of a harvested population of wolves (*Canis lupus*) in west-central Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 89, 744–752.
- Wielgus, R.B., Sarrazin, S., Ferriere, R., Clobert, J., 2001. Estimating effects of adult male mortality on grizzly bear population growth and persistence using matrix models. *Biological Conservation* 98, 293–303.
- Wilson, E.O., 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wisdom, M.J., et al., 2000. Life-stage simulation analysis: estimating vital rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81, 628–641.
- Zimen, E., 1975. Social dynamics of the wolf pack. In: Fox, M.V. (Ed.), *The Wild Canids—Their Systematics, Behavioural Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 1975.

Appendix 1: Model results of the exponential rate of increase along the mortality gradient.

Mortality rate	Median exponential rate of increase	2.5% quantile	97.5% quantile
0.05	0.311	0.086	0.470
0.075	0.297	0.053	0.467
0.1	0.284	0.021	0.460
0.125	0.260	-0.007	0.450
0.15	0.237	-0.041	0.438
0.175	0.210	-0.079	0.426
0.2	0.188	-0.114	0.415
0.225	0.153	-0.158	0.395
0.25	0.123	-0.202	0.376
0.275	0.087	-0.240	0.353
0.3	0.052	-0.285	0.328
0.325	0.019	-0.339	0.296
0.35	-0.020	-0.388	0.272
0.375	-0.055	-0.447	0.242
0.4	-0.098	-0.497	0.208
0.425	-0.140	-0.570	0.167
0.45	-0.188	-0.648	0.140
0.475	-0.230	-0.712	0.104
0.5	-0.280	-0.772	0.070
0.525	-0.333	-0.884	0.034
0.55	-0.388	-0.964	-0.008
0.575	-0.445	-1.052	-0.042
0.6	-0.509	-1.198	-0.076
0.625	-0.571	-1.342	-0.126
0.65	-0.639	-1.460	-0.171
0.675	-0.717	-1.635	-0.233
0.7	-0.796	-1.824	-0.266
0.725	-0.876	-2.056	-0.338
0.75	-0.965	-2.348	-0.382
0.775	-1.080	-2.695	-0.444
0.8	-1.186	-3.004	-0.494

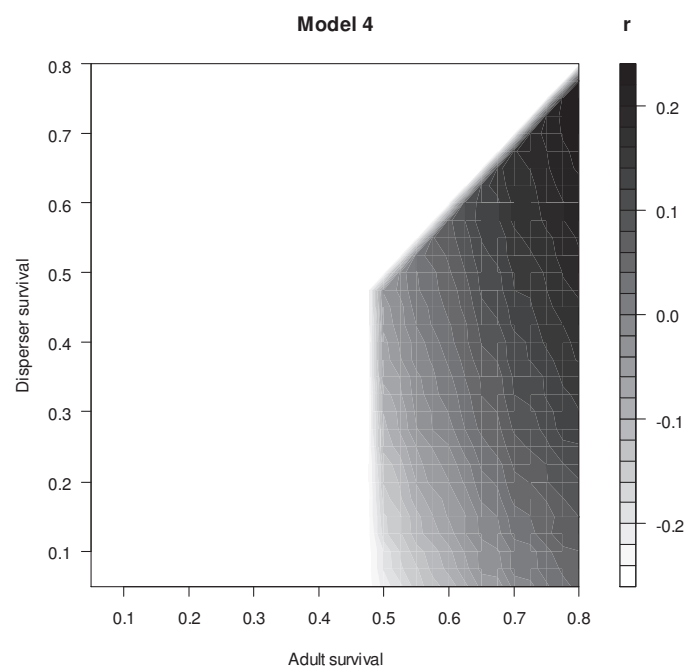
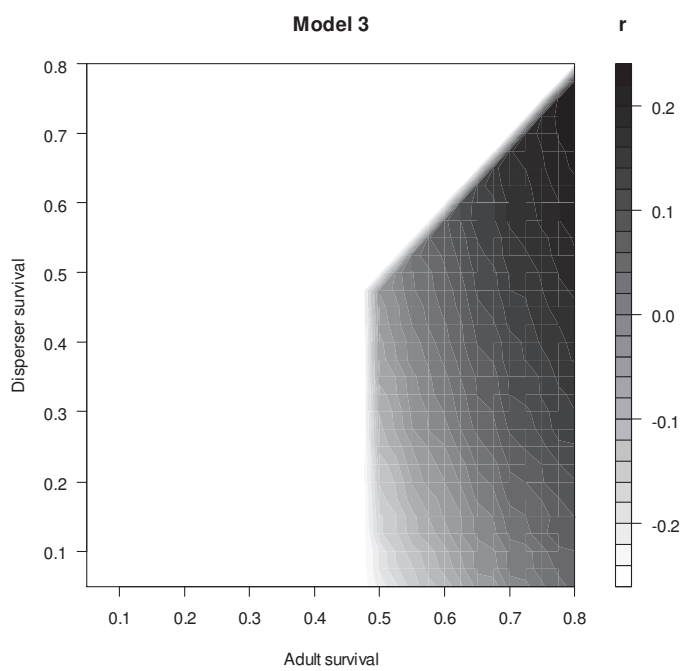
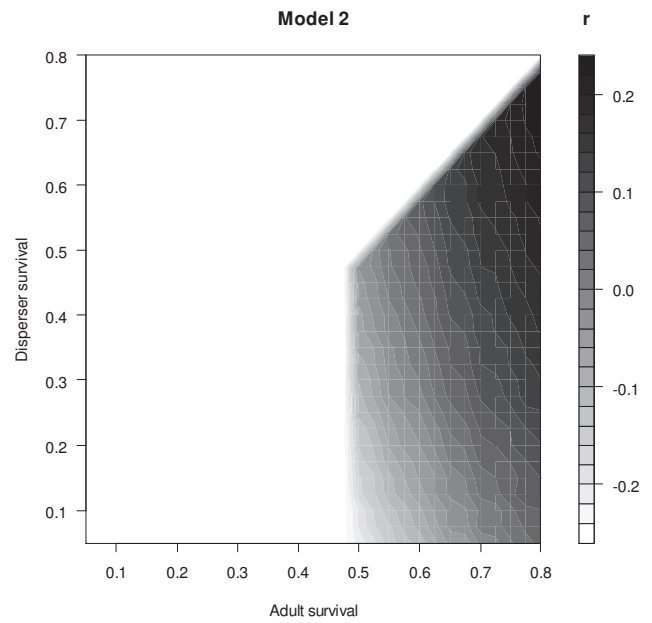
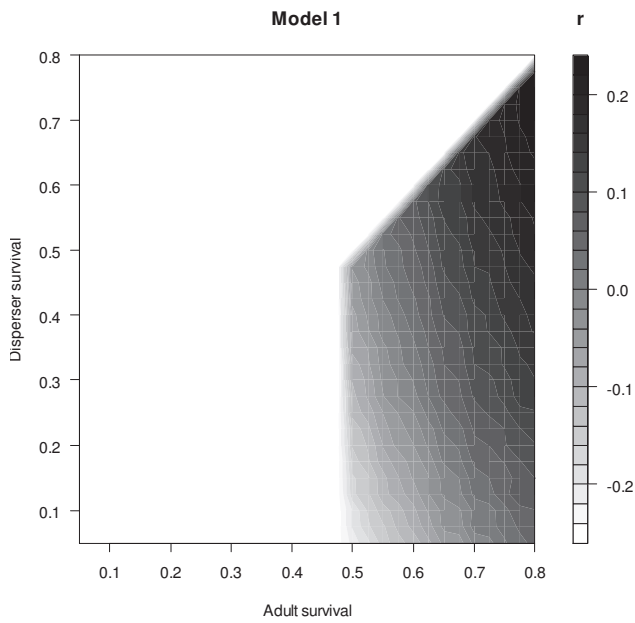


Appendix 2.A: Exponential growth rate ( $r$ ), along gradients of adult and juvenile survival rates. Identical survival rates are attributed to dispersers, subordinates and alpha and they represent the adult survival gradient. Only the juvenile survival rate differs and is never higher than the adult one. The upper white triangles correspond to unrealistic combinations of adult and juvenile survival rates that are not explored.

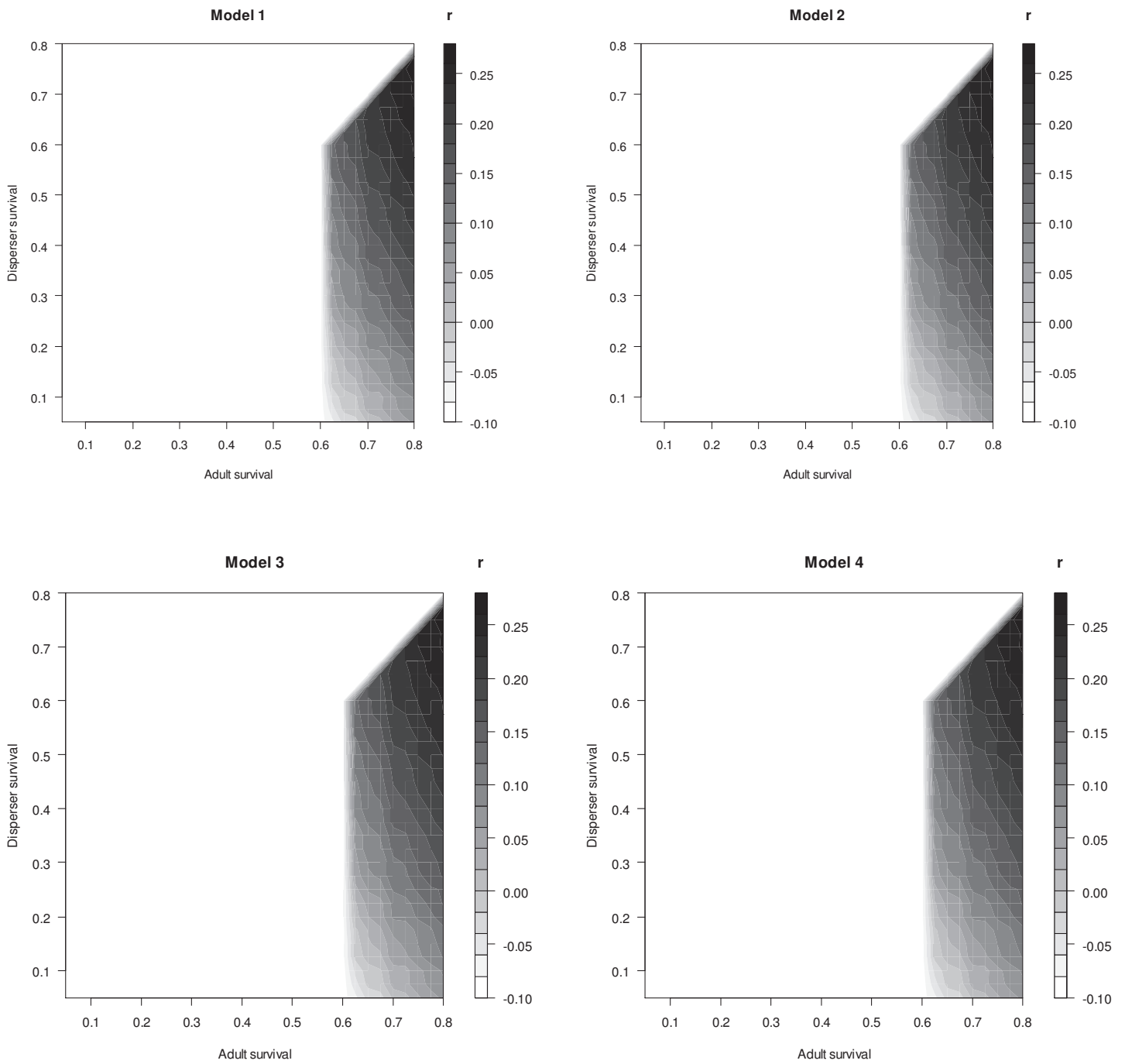


Appendix 2.B: Exponential growth rate ( $r$ ), along gradients of disperser and adult in packs survival rates, for a fixed juvenile survival rate of 0.15. The disperser survival rate is regarded to be lower than the adult in packs survival rate. The white area corresponds to unrealistic combinations of survival rates that are not explored.





Appendix 2.C: Exponential growth rate ( $r$ ), along gradients of disperser and adult in packs survival rates, for a fixed juvenile survival rate of 0.475 (i.e. the estimated value of juvenile survival rate in Fuller 1989). The disperser survival rate is regarded to be lower than the adult in packs survival rate. The white area corresponds to unrealistic combinations of survival rates that are not explored.



Appendix 2.D: Exponential growth rate ( $r$ ), along gradients of disperser and adult in packs survival rates, for a fixed juvenile survival rate of 0.6 (i.e. the average survival rate of yearlings for an increasing wolf population under a non-lethal control – see Fuller 1989; Miller et al. 2002). The white area corresponds to unrealistic combinations of survival rates that are not explored.

ARTICLE 3

---

MARESCOT, L., CHAPRON, G., CHADES, I., FACKLER, P., DUCHAMP, C.,  
MARBOUTIN, E., GIMENEZ, O.

COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON  
STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING.

---

## COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE:

### A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING

Lucile Marescot<sup>1\*</sup>, Guillaume Chapron<sup>2</sup>, Iadine Chadès<sup>3</sup>, Paul L. Fackler<sup>4</sup>, Christophe Duchamp<sup>5</sup>, Eric Marboutin<sup>6</sup>, Olivier Gimenez<sup>1</sup>

1. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France
2. Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, 73091 Riddarhyttan, Sweden
3. CSIRO Ecosystem Sciences, 41 Boggo Road Dutton Park QLD 4102, Australia
4. Department of Agricultural and Resource Economics, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695-8109, USA
5. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA prédateurs et animaux déprédateurs, Parc Micropolis, 05000 Gap, France
6. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ZI Mayencin, 5 allée de Béthléem, 38610 Gières, France

Keywords: *Canis lupus*; Decision making techniques; Markov decision process; Optimization methods; Stochastic dynamic programming

#### ABSTRACT

1. Under increasing environmental and financial constraints, ecologists are faced with making decisions about dynamic and uncertain biological systems. To do so,

---

\* Corresponding author: E-mail : lucile.marescot@cefe.cnrs.fr

stochastic dynamic programming is a relevant tool for determining an optimal sequence of decisions over time.

2. Despite an increasing number of applications in ecology, stochastic dynamic programming still suffers from a lack of widespread understanding. The required mathematical and programming knowledge as well as the absence of introductory material provide plausible explanations for this.
3. Here, we fill this gap by explaining the main concepts of stochastic dynamic programming and providing useful guidelines to implement this technique, including R code.
4. Using a case study in wildlife management, we illustrate each step of dynamic programming required to derive an optimal strategy. Our results show how the determination of optimal policies is sensitive to the incorporation of uncertainty.
5. Stochastic dynamic programming is a powerful technique to make decisions in presence of uncertainty about biological stochastic systems changing through time. We hope this paper will provide an entry point into the technical literature about dynamic programming and will increase its application in ecology.

## **Introduction**

Numerous problems in ecology involve making decisions about the best option among a set of competing strategies. These so-called optimization problems can be solved using mathematical procedures such as linear programming (Nash & Sofer 1996) which allows the determination of maximum benefits or minimum costs given some objectives and under some constraints for deterministic systems assumed at equilibrium. If uncertainty in the dynamic of

the system needs to be accounted for, the Markov Decision Process (MDP, Puterman 1994; Williams 2009) model is usually adopted. MDP, an extension of Markov chains, is a decision model in which the system changes from one state to another depending on an action taken in a given state but does not depend on the previous states or on the previous decisions made. Once a problem is formalized as a MDP it can be solved using stochastic dynamic programming (SDP) techniques. In ecology, SDP is often used to refer to the mathematical model (MDP) and its solution techniques (SDP). Here we will refer to the model as MDP and solution techniques as SDP. MDPs are usually modeled and solved by going through several successive steps: defining the different objectives and formalizing them as a mathematical function of costs and/or benefits (Williams *et al.* 2002); defining possible states of the system, monitoring the system and making statistical inference on system behavior (Nichols & Williams 2006); defining a set of alternative actions that influence the performance of the system; building a dynamic model to describe the system transitions from one state to another after implementing every possible action; and finally determining the optimal strategy that is the set of actions that is expected to best fulfill the objectives over time (Runge 2011). These objectives are formalized in a utility function which prioritizes some desired outcomes by evaluating the benefits of any decision for the system (Williams *et al.* 2002). MDP models highlight the tradeoff that exists between obtaining current utility and altering the opportunities to obtain utility in the future. Such problems abound in ecology because actions taken today often have important implications for the future behavior of biological systems.

Stochastic Dynamic Programming (SDP) is an optimization technique used to solve MDPs and is appropriate for the non-linear and random processes involved in many biological systems. While the time dimension is often neglected in optimization procedures such as classical linear or nonlinear programming, SDP determines state-dependent optimal actions that vary over time (Williams *et al.* 2002). Finally SDP is acknowledged to be one of

the best tools for making recurrent decisions when coping with uncertainty inherent to biological systems (Possingham 1997, 2001; Wilson et al. 2006; Chadès et al. 2011).

The principle of stochastic dynamic programming relies on the partitioning of a complex problem in simpler sub-problems across several steps that, once solved, are combined to give an overall solution (Lubow 1995; Mangel & Clark 1988; Clark & Mangel 2000). Although SDP was first developed and used in applied mathematics, in economics and engineering (Bellman 1957; Intriligator 1971), it has gained attention in ecology (Mangel & Clark 1988; Shea & Possingham 2000). A pioneer use of SDP was in behavioral ecology to determine individuals' breeding and foraging strategies maximizing fitness (Mangel & Clark 1988; Houston *et al.* 1988, Ludwig & Rowe 1990). Early work in resource management included applications to pest control (Winkler 1975) and fisheries management (Walters 1975, Reed 1979). In conservation biology, SDP has been successfully used to optimize resources allocation (Westphal *et al.* 2003; Martin *et al.* 2007; Chadès et al. 2011) and more recently to manage natural resources in the context of global change (Martin *et al.* 2011). In forestry, SDP allowed achieving a balance between the protection of biological diversity and sustainable timber production (Lembersky & Johnson 1975; Teeter 1993; Richards et al. 1999). SDP has also been implemented in various studies aiming at controlling the spread of weeds, pests or diseases (Shea *et al.* 2000; Baxter & Possingham 2011; Pichancourt et al 2012). In agronomy, SDP was used, e.g., to determine the best irrigation policies (Martin *et al.* 2009) or to enhance the efficiency of a bio-control agent (Shea & Possingham 2000). In wildlife management, SDP has often been used to find the optimal rates for harvesting populations (Johnson *et al.* 1997; Milner-Gulland 1997; Spencer 1997; Martin *et al.* 2010).

Despite the flexible nature of SDP and its ability to solve important decision-making problems in ecology, its transfer to population biologists is difficult. One reason for the slow uptake is the mathematical knowledge required for SDP to be implemented. Here, we provide

a primer on stochastic dynamic programming for ecologists. We introduce the main concepts of SDP, present the available algorithms to solve an MDP, provide a step-by-step procedure to implement dynamic programming in a deterministic system and illustrate how to make decisions in the presence of uncertainty. We demonstrate the applicability of SDP by applying this approach to data from a wolf population controlled by culling. We provide R code to run the models as well as procedures in specialized toolboxes implementing SDP that can conveniently be amended for one's own purposes.

## **The six steps of stochastic dynamic programming**

The aim of stochastic dynamic programming (SDP) is to find the solution of an optimization problem based on the “principle of optimality” which states that “an optimal policy has the property that, whatever the initial state and decision are, the remaining decisions must constitute an optimal policy with regards to the state resulting from the first decision” (Bellman 1957). The principle of optimality allows us to consider a static problem for the current period by assuming that all future decisions will be made optimally. The effect of the current action thus contributes to both current utility and to future utility through its effect on the future state of the system. In this way stochastic dynamic programming finds a strategy that balances current rewards with future opportunities. Stochastic dynamic programming is the technique used to solve a Markov decision problem. One can conceive solving a Markov decision problem through six steps described below. Notations are gathered in Table 1 and a non-exhaustive list of studies that have used SDP is given in Table 2.

The first step defines the optimization objective of the problem. An objective must be specific to the problem, measurable with indicators, acceptable by involved actors, doable, and dynamic, meaning that they are defined on a time horizon. Several objectives can be defined



depending on the type of ecological problem we are investigating and can be converted into a single optimization objective defined as maximization or minimization function over a time horizon (Puterman, 1994; Converse et al. 2012). For many resource problems choosing the time horizon is quite challenging. An infinite horizon is often viewed as consistent with sustainability but inconsistent with legal mandate. First, there may be mandated constraints on a problem. Conservation and management programs are often planned on a limited time and budget, and are bounded by political decisions also taken at regular time intervals. For instance, the conservation status of species listed under Appendix 2 of the Habitat Directive is evaluated every 5 years by the European commission (HD) (n°92/43). As a consequence, some governments evaluate every 5 years decisions related to management of wildlife and habitats present within their territory (MEEDAT-MAP 2008). For private decisions a finite horizon is often appropriate for situations in which firms hold time limited rights to extract resources. It has also been suggested that the use of finite horizons represents a practical approach to situations in which system change is occurring and/or there is a high degree of uncertainty about future system behavior. In such cases, however, careful attention to the terminal value is important or short run goals will dominate long-run goals.

Finite horizons should be used carefully in situations where they are arbitrarily specified. It is very possible that the “optimal” action as the time horizon approaches will reflect only very short run goals. For example, a conservation problem that penalizes failure to meet a target performance level at the time horizon may result in short run actions designed only to meet the target rather than designed to maximize the long run conservation goals.

Objectives in management for harvested populations typically focus on maximizing the harvest opportunities, while insuring sustainable populations over the time horizon (Hauser *et al.* 2001, Nichols *et al.* 2007). Alternatively the monetary value of the economic yield from harvest might be used (Millner-Gulland 1997, Table 2). Objectives can include

both conservation and exploitation of natural resources and can also include several, possibly conflicting, conservation goals. For instance a conservation problem might deal with the protection of two species that are negatively interacting between one another over an infinite time horizon (Chades et al, 2012), as protecting a bird population by harvesting its main predator while maintaining the viability of predator population over a finite time horizon?(Martin *et al.* 2010). In metapopulation models, often used in invasion biology, epidemiology and landscape ecology, objectives can also be expressed as maximizing or minimizing the number of sites occupied by a species (Shea & Possingham 2000, Chadès et al. 2011, Table 2). When the economic costs of management and monitoring, as well as the cost of failure to maintain a viable protected species are well known, the objective can be clearly formalized to determine the best way to allocate funding to protect a threatened species (Regan et al. 2006, Baxter & Possingham 2011). The second step is to define the set of states that represents the possible configuration of the system at each time step. Let  $X_t$  be the state variable of the system at time  $t$ . For example, the state variable can be population abundance (Milner-Gulland 1997; Runge & Johnson 2002). Some studies have used several state variables such as predator abundance and prey productivity (Martin *et al.* 2010), while others have considered a qualitative state variable such as site occupancy of a colonizing species (Shea & Possingham 2000). See Table 2 for more examples.

In the third step, one needs to define the control variable,  $A_t$ , that is the component of the system dynamic that one can control to meet the objective. For example, it can be expressed as the way of releasing a bio-control agent in crop sites: many individuals released in few sites or few individuals released in many sites. Another example of control actions is different harvest rates in each age class (Martin *et al.* 2010) or sex class of a species (Milner-Gulland *et al.* 1997).

In a fourth step, one needs to build a transition model describing the system dynamics and its behavior in terms of effect of the actions on the state variables (Table 2). This transition model follows a Markov process in which the state  $X_{t+1}$  depends on the current state  $X_t$  and the action adopted  $A_t$  but not on the past history of the system.

In a fifth step, one needs to define the utility function  $U_t$  at time  $t$  also called the immediate reward. It might be expressed in terms of economic benefits, desired ecological status or social improvement (Table 2) and might be quantified in a more or less subjective way (Simon 1979; Isen *et al.* 1988; Milner-Gulland 1997). This function, denoted as  $U_t(X_t, A_t)$ , represents the desirability of acting in a given state of the system and is defined in terms of the state variable  $X_t$  (step 2) and the control action  $A_t$  (step 3). The utility values can accrue over either a finite or an infinite time horizon depending on the objectives formalized in step 1. In the former case a terminal or salvage value  $R(X_{T+1})$  can also be specified that measures the utility that accrues if the system is left in a given state after the last decision is made. In population biology and behavioral ecology,  $R(X_{T+1})$  is often chosen to be the desired abundance of a population or the energy state of an individual (Mangel & Clark 1988; Martin *et al.* 2010).

Sixth, the final step consists in determining the optimal solution to the optimization problem. Hereafter we examine the three most commonly used approaches: backward iteration, value iteration and policy iteration. Backward iteration is the run over a finite horizon in time-reversed fashion and leads to a time and state specific optimal solution. Value iteration and policy iteration are used to solve infinite time horizon problems and result an optimal strategy expressed as a time independent function.

## **How to determine the optimal solution?**

Several algorithms using SDP technique are available to find the optimal solution of an MDP. How to choose the most appropriate algorithms mainly depends on the optimization objective (step one). Backward iteration is the run over a finite horizon in time-reversed fashion. It leads to a time and state specific optimal solution. Value iteration and policy iteration are used to solve infinite time horizon problems. Both techniques provide an optimal action expressed as a time independent function.

### OPTIMIZATION PROCEDURE OVER A FINITE HORIZON

According to the principle of optimality (Bellman 1957), an efficient way to find an optimal action is by reasoning backward in time. More precisely, it consists in assuming that the last action taken at the horizon time  $T$  is optimal and by choosing what to do in every remaining time step.  $T$  is the time required to reach the optimal solution. Let's say  $D^*$ , a vector that maps the best action for each state at the horizon time.  $D^*$  is the set of actions ( $A$ ) associated with the maximum value function of the set of states ( $V(X)$ ). The finite horizon problem can be written formally as

$$V_t(X_t) = \max_{\{A_\tau(X)\}_{\tau=t}^T} \sum_{\tau=t}^T \beta^{\tau-t} U(X_\tau, A_\tau(X_\tau)) + \beta^{T+1-t} R(X_{T+1}) \quad Eqn1$$

The expression includes two parts, the sum of the discounted utility values from time  $t$  to the horizon  $T$  and the discounted terminal value ( $R(X)$ ), which is a function of the state that the system is left in,  $X_{T+1}$ , after the last decision is taken. The discount factor,  $\beta$ , represents the value of the reward gained in the next period relative to the reward obtained in the current period (Martin *et al.* 2011). It can also reflect a measure of confidence level in the predictions of the dynamic model. Predictions made for the near future are generally more certain than the ones made for the distant future.

In the *backward iteration* algorithm, the starting point is to realize that there exists a recursive relationship that identifies, for each state, a value for step  $t$ , denoted  $V_t(X_t)$ , given that step  $V_{t+1}(X_{t+1})$  has already been solved (Appendix S1). This procedure is based on the Bellman equation, which was historically applied in the field of mathematics, in economics and engineering (Bellman 1957; Intriligator 1971; Bellman and Dreyfus 1962).

$$V_t(X_t) = \max_{A_t(X)} [U_t(X_t, A_t(X_t)) + \beta V_{t+1}(X_{t+1})] \quad \text{Eqn 2}$$

As suggested by the Principle of Optimality, the Bellman equation writes the optimization problem in terms of the current decision alone. The first part of this equation is made of the immediate reward represented by the utility function while the second part is the value function for the next period,  $V_{t+1}(X_{t+1})$ . The procedure is initialized by setting  $V_{T+1}(X_{T+1})=R(X_{T+1})$ . Then, the previous value  $V_T(X_T)$  is computed, then  $V(X_{T-1})$ , and so on. The optimal action, that is the action associated with each initial state  $X_0$ , is obtained by repeated backward recursions from the horizon time  $T$  to present time 0 (see Figs 1b, c, and d) and by taking the argument of the maximum initial values  $V_0(X_0)$  (Fig 1d and Fig 2).

Important issues in using a finite horizon approach, besides the choice of the horizon  $T$  and of the terminal value of the system,  $R(X)$ , is the choice of a discount factor  $\beta$  (Lubow 2001) which lies between 0 and 1 (Bellman 1957). Discounting is often specified in terms of a discount rate  $r$ , with the (annual) discount factor given by  $\beta = 1/(1 + r)$ . Conservation biologist tend to advocate the use of a  $\beta$  of 1, meaning no discounting the value of future system states. In such situations future utility contributes as much to the overall objective as current utility. Even though not discounting future utility complies with the sustainability principle, most economists recommend using a discount factor less than 1.

Many people give more importance in current than future rewards, especially when future rewards are risky (Norgaard & Howarth 1991). Most problems in resource

management involve utilities that have some social and economic cost and benefit, associated with them. When the resource has a non-market value, one difficulty is to convert the ecological, social and economic costs and benefits into a common scale (Wam 2009). Such scale differences and issues of utility incommensurability impede the determination of an appropriate discount rate (whether financial, social or ecological). The method commonly used for selecting a discount rate is based on a market rate for a relatively risk-free asset such as a US Treasury bond. Recent recommendations for environmental projects suggest the use of  $r=2\%$  for long-term projects ([http://www.whitehouse.gov/omb/circulars\\_a094/a94\\_appx-c](http://www.whitehouse.gov/omb/circulars_a094/a94_appx-c); see also EU's "Guide to Cost-Benefit Analysis of Investment Projects").

#### OPTIMIZATION PROCEDURE OVER AN INFINITE HORIZON

With infinite horizon problems both the value function and the optimal policy are independent of time. The problem to be solved can be written as

$$V(X_t) = \max_{A(X)} \sum_{\tau=t}^{\infty} \beta^{\tau-t} U(X_{\tau}, A(X_{\tau})) \quad Eqn3$$

Starting with an arbitrary value function and iterating over an infinite-horizon model with policy or value iteration causes the optimal action to converge towards a time independent function also called a stationary strategy with the optimal solution only depending on the state of the system and not on time.

The first algorithm used to solved MDP over infinite horizon, called *value iteration*, follows the same procedure as described above except that the Bellman equation applied iteratively until a convergence criteria is met. A typical convergence criteria (Boutillier *et al.* 2001) is:

$$\|V(X_{t+1}) - V(X_t)\| \leq \frac{\varepsilon(1 - \beta)}{2\beta} \quad Eqn4$$

where the norm  $\|V(X_{t+1}) - V(X_t)\|$  is the maximum absolute value of the difference between two successive decision values, for all possible states. The value of  $\varepsilon$  is usually chosen to be small, so that when the condition in Eq. 5 is satisfied the value function is within  $\varepsilon$  of its optimal value. In our example we fixed  $\varepsilon$  at  $10^{-3}$  as in Boutilier *et al.* (2001). We may notice that on an infinite time horizon it is necessary to discount future utility otherwise some computation difficulty can be encountered. In such situation, the value function will never be stationary, unless there is a probability of 1 that the state variable reaches and stays in a non-valued state at some time. Otherwise the value function increases without bound as the time horizon goes to infinity. It is therefore more appropriate to use an average value approach which attempts to maximize the per period expected value function.

Another algorithm called *policy iteration* (Howard 1960) calculate involves alternating between finding the best policy given the current guess of the value function and determining the value function associated with the current policy (Appendix S2). One advantage of the policy iteration algorithm is that it can run faster than the value iteration (Howard 1960). The policy iteration approach can be decomposed in three steps.

In the first step (*evaluation*), a value function is calculated from a guessed policy (Boutilier *et al.* 2001). Let  $A(X)$  be any policy which describes the actions that are taken for any value of the state  $X$ . The value function associated with this policy can be determined by solving a system of linear equations, one for each value of the state variable. One such equation for a given state  $x$  would be:

$$V_a(x_t) = U_t(x_t, A(x_t)) + \beta V_a(x_{t+1}) \quad \text{Eqn 5}$$

In the second step (*improvement*), we find the policy  $A'$  that satisfies, for each value of the state,

$$\max_{a'} U(x_t, a') + \beta V_a(x_{t+1}) \quad \text{Eqn 6}$$

The same procedure is performed again (back to first step) until the two policies  $A$  and  $A'$  don't change.

## Making decisions in presence of uncertainty

Thus far we have focused on deterministic MDPs. Here, we introduce how to accommodate uncertainty in dynamic programming. Let  $P$  be a transition matrix displaying the conditional probabilities of the system at state  $X_t$  at time  $t$  and action  $A_t$  (in rows) to change into states  $X_{t+1}$  (in columns) given the action. In Stochastic Dynamic Programming (SDP), there are several possible next states, given the action taken and the current state and each of them has a certain probability to be achieved. The Bellman equation can therefore be rewritten as the utility value at the current state (which holds in the deterministic version) and the expected future rewards that are the products of transition probabilities and values of all possible next states (Appendix S1):

$$V(X_t) = \max_{A_t} \left[ U_t(X_t, A_t) + \beta \sum_{X_{t+1}} P(X_{t+1} | X_t, A_t) V(X_{t+1}) \right] \quad \text{Eqn. 7}$$

One may notice that the difference from Eqn 1 is the addition of the transition probability matrix. Actually, the deterministic version of the Bellman eqn. 1 can be rewritten as a special case of SDP, where,  $P$  is a matrix of 0s with a single 1 in each row. In SDP,  $P$  consists of transition probabilities depending on stochastic events related to demographic and/or environmental stochasticity or to the action taken, the effect of which can be uncertain. Then, the transition matrix is stochastic and the rows consist of non-negative values that sum to 1.

We distinguish three types of uncertainty that can be accounted for by SDP. First, management uncertainty results from the inability to accurately predict the transition states after applying an action. This can be due to natural random process or to the inability to implement the action correctly. Populations are subject to environmental stochasticity that can



strongly affect their vital rates through changes in weather conditions, habitat structure or other external biotic and abiotic factors (Regan et al. 2002; Martin *et al.* 2010). Demographic stochasticity is also a common source of natural uncertainty. It reflects the variability in survival and reproduction among individuals and is likely to occur in small size populations (Lande 1993). Sometime actions themselves are taken in an uncertain way. For instance, a planned harvest rate can sometimes not be achieved by managers for many reasons even though it was assumed to be the best solution (Milner Gulland 1997; Baxter & Possingham 2011; Richards *et al.* 1999; see also Table 3).

The second type of uncertainty deals with that coming from the partial knowledge of the value of the state variable. To cope with such uncertainty, one may use Partially Observable Markov Decision Process (POMDP), a procedure that can solve stochastic dynamic problems assuming we are unable to observe perfectly the state of the system (Chadès *et al.* 2008). In a population model a POMDP might augment an MDP to include detection probability matrices. The detection history is not explicitly represented but rather is summarized by a belief state or probability distribution over the state space representing where we think the state of the system is (Chadès *et al.* 2008; see also Table 3).

Unfortunately, POMDP are even more complex to solve than SDP, and to date it is possible to compute exact solutions only for small size problems (Chadès *et al.* 2011).

A third form of uncertainty is model uncertainty, which refers to the lack of certainty about the structural frame shaping the behavior of the system (Walters 1986; Punt & Hilborn 1997). Adaptive Management is a common approach adopted to reduce such uncertainty by testing multiple models through the ongoing process of management and monitoring occurring under the principle of “learning by doing” (Runge 2011). In adaptive management, belief weights are attributed to each model depending on the comparison between model predictions of the outcome of an action and the observed response from monitoring. Such a

comparison allows us to increase our belief in the model that is most likely to give rise to the observed response.

Two approaches, based on the role of learning are then conceivable (Williams *et al.* 2009). Passive adaptive management assumes learning is a by-product of decision making in which the model's weights are updated by applying Bayes theorem but remain constant during the optimization process (Williams *et al.* 2002). For instance, Martin *et al.* (2010) used passive adaptive management to determine an optimal harvest strategy to control raccoons to improve oystercatcher productivity. They considered two models, one assuming no effect of raccoons on oystercatchers' productivity and another one assuming a strong effect. In the second approach, referred to as active adaptive management, model weights appear in the optimization process. More precisely, the next updated weights are incorporated in the expected sum of future rewards of the Bellman equation. Such approach is the most advanced form of adaptive management. In contrast to passive adaptive management, active adaptive management considers how current decisions will affect future learning and chooses an optimal balance between rewards based on current beliefs and future rewards based on updated beliefs (Runge 2011). For instance, McDonald-Madden *et al.* (2011) used active adaptive management to assess species relocation strategies in the context of climate change. They considered two models, one in which carrying capacity declined over time because of climate change and another one in which climate change had no impact on species carrying capacity.

An alternative optimization approach to address model uncertainty is by using reinforcement learning. It makes sequential decisions when transition probabilities or rewards are unknown and cannot be estimated by simulation. Such problems cannot be solved by SDP. One has therefore to resort to an algorithm called Q-learning in which the optimal value  $V_0^*$  and the corresponding action are estimated by a learning process of observed transitions and

values obtained with function approximation (Chadès *et al.* 2007; see also Table 3). Q learning is therefore an alternative approach of adaptive management to reduce structural uncertainty without having to use any priors on the transition matrix and model weights. The problem with such method, originally developed in robotics, is that it requires a tremendous number of observations to build the transition matrix.

### **Software packages performing dynamic programming**

There are several software packages that allow the implementation of DP and SDP. ASDP (Lubow 1995, available at: [http://www.cnr.colostate.edu/~bruce/downloads/sdp\\_dist.zip](http://www.cnr.colostate.edu/~bruce/downloads/sdp_dist.zip)) was the first application developed for biologists to solve optimization problems using dynamic programming. It is a MS DOS executable that is no longer maintained by its author. Two other packages are available for Matlab: the MDPSolve package (Fackler 2011, available at <https://sites.google.com/site/mdpsolve/>), and the MDP Toolbox (Chadès *et al.* in prep) available at <http://www.inra.fr/mia/T/MDPtoolbox/>. MDP Toolbox is also available for the open-source software for numerical computations Scilab and Octave. Both MDPSolve and the MDP Toolbox implement the value iteration and the policy iteration algorithms, while ASDP uses only the former. ASDP does not use the convergence criterion discussed above for infinite time horizon but stops after the policy remains the same for a specified number of iterations. The MDPSolve package and the MDP Toolbox appear to be very flexible and generic (Table 3) in the sense that they allow dealing with management and natural uncertainties in finite and infinite time horizons. The MDPSolve package enjoys capabilities that permit solving POMDP and addressing model uncertainty, while the MDP Toolbox only accommodates passive adaptive management. MDPSolve also allows defining probability of state transition not only in the form of a matrix but also in the form of a function. The “f2p”

and “g2p” functions create transition matrix from conditional density functions or from any functional transition representation that can include random shock, reflecting environmental variation or other process noise. These functions can be very useful for problems with continuous state variables that need to be discretized. Otherwise different interpolation methods exist to analytically discretize the transition function before running either of the two software packages (MDPtoolbox and MDPSolve).

Neither package satisfyingly copes with unknown management uncertainty except the MDP Toolbox which implements it in finite horizon. In the following section, we provide an application of SDP and solve the associated decision problem using both the MDPSolve package and the MDP Toolbox. Although we emphasize that this exercise does not represent a general introduction to these packages (we refer to the user’s guides instead), we hope it will be a good starting point. In addition to the use of these packages, we demonstrate that MDP problems can be implemented in program R and provide code that can be amended for one’s own purpose.

## **Application to wolf culling**

In this section, we illustrate each step of DP required to derive an optimal management strategy to control a population of wolves in Europe. We consider several decision models of increasing complexity for wolf culling. First, we build a deterministic model to keep things easy and illustrate the notation. Then, we illustrate how to make decisions when uncertainty exists.

### SETTING THE SCENE

We go through the six steps of dynamic programming. First, the optimization objective is to maximize the population while providing that the population does not exceed 250 individuals ( $N_{\max}$ ) and remains above 50 individuals ( $N_{\min}$ ). These thresholds are somewhat arbitrary from a biological perspective, but were selected to obtain results in a reasonable amount of time while scanning a relatively broad range of abundance states. Second, the state variable  $X_t$  is naturally population size  $N_t$  at time  $t$ , which ranges from 0 to  $K$  where  $K$  is an arbitrary upper bound on the state space. Again, this value was chosen so as to obtain results with R in a reasonable amount of time. Third, the control variable  $A_t$  is the harvest rate  $H_t$ , a discrete variable ranging from 0% to 100% with an increment of  $1/(K+1)$  therefore allowing as many possible actions as there are number of states. Fourth, regarding the transition model describing population dynamics and the consequences of actions (harvest  $H_t$ ) on the state variable (abundance  $N_t$ ), we adopted an exponential growth (Fig 1), which is suitable to describe a population currently in a colonization phase, at least temporarily. More precisely, we used :

$$N_{t+1} = \lambda N_t (1 - H_t) \quad \text{Eqn. 8}$$

where  $\lambda$  is the population growth rate. The value of  $\lambda$  was extracted from the literature using the French population as an example (the estimate of  $\lambda$  is 1.25 with 95% confidence interval [1.14; 1.37]; Marescot *et al.* 2011). Fifth, utility is based on abundance and harvest rate bearing in mind the objective to keep a population size between  $N_{\min}$  and  $N_{\max}$ . We choose a utility function increasing linearly with abundance when the current state is within the objective range. In mathematical terms, we write:

$$U_t = N_t (1 - H_t) \alpha_t \quad \text{Eqn. 9}$$

where  $\alpha_t$  takes the value 1 if  $N_{\min} \leq N_{t+1} \leq N_{\max}$  and 0 otherwise. Given the current population size  $N_t$  and harvest rate  $H_t$ , if the future state is above the utility threshold  $N_{\max}$  or below  $N_{\min}$ ,

the penalty factor  $\alpha_t$  takes a null value so does the utility function. If, however, the future population size  $N_{t+1}$  is in the target abundance range, then the utility of harvest level  $H_t$  in state  $N_t$  is the population size after harvest but before annual growth occurs (Fig 1.b). An alternative utility function could be defined only on the current abundance since no economic cost was considered here. Adopting the general formulation in which utility is defined as a function of current action would be useful to incorporate economic costs and payoffs. Sixth, we need to solve the Bellman equation using the value iteration or the policy iteration algorithm.

#### DETERMINISTIC CASE

We first ran a deterministic model over an infinite time horizon using both value iteration and policy iteration algorithms. We noticed that future states were discretized using the round function and any future states exceeding the state space limit was set to this limit  $K$ .

There was also an analytic solution to this deterministic MDP, which enables us to validate the approach. With an objective of keeping a population between  $N_{min}$  and  $N_{max}$ , the optimal action for a state  $n$  is a harvest rate of the maximum between 0 and  $1 - N_{max} / (\lambda \times n)$ . The three different methods provided the same optimal harvest rates (Fig. 3). The strategy of no culling remained the best strategy until population reached 200 individuals. Above 200 individuals, expected population size reached the utility threshold  $N_{max}$  ( $200 \times 1.25 = 250$ ). From there, optimal harvest rate increased from 0.8 % up to 20%. The highest harvest rate was reached at the utility abundance threshold of 250 individuals (Fig. 3). We provide R code to implement the resolution of this MDP (Appendices S1 and S2). This example was also run

in the MDPSolve package and the MDP Toolbox (see Appendix S3 for the scripts and S4 for the numeric values).

The solution demonstrates the tradeoff between current and future utility inherent in dynamic programming problems. Here there is no reason to cull unless the population will exceed  $N_{max}$  in the next period. If the population is high enough, however, it is optimal to forgo current utility by culling enough to ensure that utility is obtained in the next period.

## COPING WITH UNCERTAINTY

Besides the deterministic model, we consider models with demographic stochasticity that generates variability in population growth rates arising from random differences among individuals in survival and reproduction within a season or a year (Lande 1993). R code is provided to run this additional example (Appendices S5).

We assume that the state variable is distributed according to a Poisson distribution:

$$N_{t+1} \sim Pois(\lambda N_t (1 - H_t)) \quad Eqn. 10$$

with mean value  $E(N_{t+1}) = \lambda N_t (1 - H_t)$  equal to its deterministic counterpart (Appendix S1 and 2). The transition probabilities are now changing across the different states according to a Poisson distribution:

$$P(X_{t+1} = n_{t+1} | X_t = n_t, a_t = h_t) = e^{-\lambda n_t (1 - h_t)} \frac{[\lambda n_t (1 - h_t)]^{n_{t+1}}}{n_{t+1}!} \quad Eqn. 11$$

We found that harvesting was not recommended as long as population was below 200 individuals. As in the deterministic model, above this abundance threshold, harvesting

increased from 0.8% to 20 % of population size (Fig. 4). When population was already at the upper objective limit  $N_{\max}$ , 50 individuals were to be removed.

## Discussion

Dynamic programming is a valuable tool for solving complex decision making problems that has numerous applications in conservation biology, behavioral ecology, forestry and fisheries sciences. Its extension to stochastic systems allows making decisions while dealing with various sources of uncertainty that one has often to face with when studying natural biological systems.

### THE IMPACT OF UNCERTAINTY ON THE DECISION MAKING PROCESS

In the context of the wolf culling example, our use of SDP permitted the determination of the optimal harvesting strategy to achieve a defined population growth rate while keeping population abundance within a range satisfying management and conservation purposes.

We also found no effect of demographic stochasticity on the optimal harvest strategy. Our dynamic model neglected potential Allee effects occurring when populations fail to breed below some critical density. Such effects, coupled with demographic stochasticity, can increase the probability of accidentally converging towards the absorbing state of no individuals, thereby resulting in recommending more conservative management actions (Runge *et al.* 2002). In our case, the resulting optimal strategy helped avoid the upper bound  $N_{\max}$  above which the reward was 0. With exponential growth, there was almost no chance that the population would fall below the lower bound.

### UTILITY: A MATHEMATICAL FORMALIZATION OF OBJECTIVES



The use of dynamic programming implies a particular formalization of the objective into a utility function. Specifically the objective of a MDP is to maximize the discounted sum of expected utility values. The utility is a function of one or more decision variables, themselves defined on the system states and actions. Utility is sometimes defined with constraints that can reflect different decision rules (Williams et al. 2002).

Problems in resource management often deal with tradeoffs not only between current and future objectives but also tradeoff between multiple current objectives. For example, one tradeoff objective is to control and protect a predator that is potentially threatened. Other objectives can be to restore natural habitat while minimizing action cost and allowing some recreational activities. When multiple objectives are involved, different decision variables can be considered. The objective can be to find a relevant utility optimum reflecting the tradeoff between the different decision variables (for instance the habitat quality and the intensity of recreational activity) which can respond differently to actions (restoration). In such cases some weighting scheme must be used to express the different decision variables in common units. For example, suppose that  $E$  is an environmental performance of variable and  $B$  is the benefits from recreation activities and  $C$  is the financial cost of an action. Utility can be define as a weighted sum of decision variable  $U=wE+B-C$  where  $w$  is a weight that assigns a monetary value to environmental variable.

An alternative to using weighted sums is to use a multiplicative functional form such as  $U=E^aB^b$ . The parameters  $a$  and  $b$  serve two functions. First, if  $a$  and  $b$  are both positive and if  $a > b$ , it implies that environmental variable is more important than the recreation variable. The relative value of  $a$  to  $b$  changes the weight that is placed on  $E$  versus  $B$ . Second, if  $a$  or  $b$  value is less than 1 in absolute value, it implies that the marginal contribution of an additional unit is smaller for larger values of the variable than for smaller one. This representation is also appropriate when it is deemed more important to save an additional individual of a protected

species such as the wolf in France when there are very few remaining than when the population is more abundant. Note that, unlike the additive utility form, this multiplicative form is not affected by the scale of either variable.

Another approach is to convert one decision variable into a constraint or to use a penalty function for failure to meet the target. This approach simplifies the multiple objectives into a single constrained objective (Converse et al. 2012). For instance one objective can be to improve habitat quality given a limited budget of \$50000, while allowing a minimum of 100 h/year of recreational activities. For example  $U = E$  if  $(B \geq 100\text{h/year})$  and if  $(C < \$50000)$  otherwise  $U = 0$  otherwise. Here the decision variable is the intensity of recreation and action cost has been converted into a constraint. This avoids the need to make comparisons between variables of different types but it also has implications that an analyst should be aware of. First, if the system never reaches the threshold implies by the two constraint (100h/year of recreation and a budget of \$50000) it means that both  $B$  and  $C$  are irrelevant. Second, it implies that once one threshold is reached further increases in  $C$  or further decreases in  $B$  are irrelevant. Finally it should be noted that this utility is not the same as optimizing with respect to  $E$  subject to a long run expectation that the thresholds are satisfied.

#### LIMITS OF DYNAMIC PROGRAMING: CURSE OF DIMENSIONALITY

Despite the flexibility of dynamic programming, one has to find a trade-off between biological realism and model complexity when tackling an optimization problem. Indeed, DP methods often face the issue known as ‘the curse of dimensionality’ which basically states that, when more state variables are added in the model, the size of the DP problem increases exponentially (Walters & Hilborn 1978; Schapaugh & Tyre 2012). To overcome this computational complexity, approximate optimization methods can be used such as heuristic sampling algorithms that proved efficient for models with several variables (Nicol & Chadès

2011). These methods approximate the optimal solution given the starting state by simulating the possible future states the more likely to occur. Simulating only possible future states lightens the computational calculation in comparison to the value or policy iteration procedure in which values are computed for all possible states.

## PERSPECTIVES FOR WOLF POPULATION MANAGEMENT

The aim of this paper was to demonstrate the usefulness and relative ease of SDP. We hope that this paper can serve as an entry point into the extensive literature and potential applications of SDP in ecology. For the sake of clarity, we made assumptions to keep the illustration simple, but SDP can accommodate several useful extensions. For example, we did not include socio-economic constraints in the modeling process. However, SDP allows the incorporation of such factors by maximizing several objectives simultaneously using complex tradeoffs in the utility function (Walters & Hilborn 1978; Milner-Gulland 1997; Runge & Johnson 2002). In our example, economic constraints could be incorporated via a trade-off between monetary loss from livestock depredation, impact of wolves on game abundance and indirectly on hunting activity, the receipts from ecotourism and the cost of wolf culling (e.g. Milner-Gulland 1997). Second, the lower abundance limit could also be refined based on an ecological threshold that once reached is irreversible (Holling 1973; Bodin & Wiman 2007). Using such thresholds would be relevant for a protected species since it would insure population viability without necessarily changing the optimal policy (Martin *et al.* 2009). Additionally, further work is needed to compare optimal strategies obtained with alternative population dynamic models. Indeed the choice of exponential growth is an adequate model for a colonizing population but when a population is established and the habitat saturated this model becomes inappropriate. Instead of considering exponential growth, one could use a logistic growth with density-dependent effects such as an Allee effect which has been shown

in social species with few breeding units like African wild dogs (*Lycaon pictus*) (Stephens & Sutherland 1999).

## PERSPECTIVES FOR ADAPTIVE MANAGEMENT

Structural uncertainty can be defined as the noise arising from our lack of knowledge about system behavior and can be reduced through comparison of multiple models (Walters 1986; Punt & Hilborn 1997; Williams *et al.* 2002; Dorazio & Johnson 2003). For example, one could also assess the impact of accounting versus neglecting poaching on the final optimal action (Millner-Gulland 1997) or the impact of additive versus compensatory effects of harvesting on annual mortality (Runge & Johnson 2002). Reducing structural uncertainty is essential for conducting a conservation program, especially when the resulting optimal policy is highly sensitive to models structure and assumptions. In such case, one needs the most accurate predictions in order to optimize future allocation of monitoring and management effort (Williams *et al.* 2002; Conroy *et al.* 2008). Adaptive management is a sequential action process, specifically designed for conservation problems dealing with structural uncertainty (Runge *et al.* 2011). It is an integrated part of decision making that deals simultaneously with predictions on future states and updated beliefs from monitoring (Walters 1986). Using SDP in an adaptive management framework aims at seeking the optimal management strategy while reducing structural uncertainty so better knowledge leads to better actions (Martin *et al.* 2009). However the real interest of adaptive management in conservation biology is not really to reduce structural uncertainty that sometimes doesn't affect the optimal solution but more to drive a learning process to improve decision given management objectives (Runge *et al.* 2011).

One common misconception in conservation biology is that a system must be well understood before making any management decision. Considering the environmental issues currently at stake, we fully agree with Nichols and Williams (2006) that active conservation action should be initiated even when the causes of the problem are not fully identified. Because of this misconception, monitoring efforts tend to be oriented towards the perspective of understanding system functions more than in the perspective of establishing good decision rules. This leads sometimes to inefficient outlays of conservation funds (Caughlan & Oakley 2001; Field & Possingham 2005; Chadès *et al.* 2008). Dynamic programming is a relevant optimization method for making decisions while conducting monitoring. Biologists studying ecological systems are often facing uncertainty, noise and disturbance. Adaptive management is a further natural extension of SDP and should be the preferred approach undertaken whenever a management action is planned.

## **Acknowledgements**

This research was conducted with the support of funding from the Australian Government's National Environmental Research Program, an Australian Research Council's Centre of Excellence. We thank Tara Martin for comments on the manuscript and all the organizers of the workshop on optimization methods in natural resources management in June 2011 Raleigh, NC.

## **References**

- Baxter, P.W.J. & Possingham, H.P. (2011) Optimizing search strategies for invasive pests: learn before you leap. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 86–95.
- Bellman, R. (1957). *Dynamic Programming*. Princeton University Press, Princeton.

- Bellman and S. E. Dreyfus. 1962. Applied dynamic programming. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 363pp.
- Bodin, P. & Wiman, B. L. B. (2007) The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *Forest Ecology and Management*, **242**, 541–552.
- Boutilier, C., Dearden, R. & Goldszmidt, M. (2001) Stochastic dynamic programming with factored representations. *Artificial Intelligence*, **121**, 49-107.
- Caughlan, L. & Oakley, K.L. (2001) Cost considerations for long-term ecological monitoring. *Ecological Indicators*, **1**, 123-134.
- Chadès, I., Martin, T. G., Curtis, J. M. & Barreto, C. (2007) Managing interacting threatened species: A reinforcement learning decision theoretic approach. MODSIM 2007 International Congress on Modelling and Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand (eds Oxley, L. and Kulasiri, D.), pp. 74-80. Christchurch, New-Zealand.
- Chadès, I., McDonald-Madden, E., McCarthy, M.A., Wintle, B., Linkie, M. & Possingham, H. (2008) When to stop managing or surveying cryptic threatened species? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 13936–13940.
- Chadès, I., Martin, T.G., Nicol, S., Burgman, M.A., Possingham, H.P., & Buckley, Y.M. (2011) General rules for managing and surveying networks of pests, diseases, and endangered species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **20**, 8323-8328.
- Chadès, I., Curtis, J.M.R. & Martin, T.G. (2012) Setting realistic recovery targets for interacting endangered species. *Conservation Biology*, **26**, 1016-1025.

- Chadès, I., Cros, M.-J., Chapron, G., Garcia, F., & Sabbadin, R. MDP Toolbox: a multi-platform toolbox to solve stochastic dynamic programming problems. in prep.
- Clark, C.W., & Mangel, M. (2000) *Dynamic state variable models in ecology: methods and applications*. New York: Oxford University Press.
- Conroy, M.J., Barker, R.J., Dillingham, P.W., Fletcher, D., Gormley, A.M., & Westbrooke, I.M. (2008) Application of decision theory to conservation management: recovery of Hector's dolphin. *Wildlife Research*, **35**, 93-102.
- Converse, S., J., Moore, C., T., Folk, M., J. & Runge, M., C. (2012) A matter of tradeoffs: Reintroduction as a multiple objective decision. *The Journal of Wildlife Management*, doi: 10.1002/jwmg.472
- Dorazio, R.M. & Johnson, F.A. (2003) Bayesian inference and decision theory – a framework for decision making in natural resource management. *Ecological Applications*, **13**, 556–563.
- Fackler, P. (2011) MDPSOLVE a Matlab toolbox for solving Markov Decision Problems with Dynamic Programming. User's Guide.
- Field, S.A., Tyre, A.J. & Possingham, H.P. (2005) Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 473–482.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. (2003) Wolf Population Dynamics in: *Wolves, Behavior, Ecology, and Conservation*. (eds Mech, L.D. & L. Boitani), pp. 161–191. University of Chicago Press, Chicago.
- Hauser, C.E., Runge, M.C., Cooch, E.G., Johnson, F.A. & Harvey, W.F. IV (2007) Optimal control of Atlantic population Canada geese. *Ecological Modelling*, **201**, 27–36.
- Holling, C. S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 1–23.

- Howard R.A. (1960) *Dynamic Programming and Markov Processes*, Technology Press of Massachusetts Institute of Technology.
- Houston, A., C. Clark, J. M. McNamara, & M. Mangel. (1988) Dynamic models in behavioral and evolutionary ecology. *Nature*, **332**, 29-34.
- Intriligator, M. D. (1971) *Mathematical optimization and economic theory*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Isen, A. M., Nygren, T. E., & Ashby, F. G. (1988) Influence of positive affect on the subjective utility of gains and losses: It is just not worth the risk. *Journal of Personality and Social Psychology*, **55**, 710–717.
- Johnson, F. A., C. T. Moore, W. L. Kendall, J. A. Dubovsky, D. F. Caithamer, J. R. Kelley, & B. K. Williams. (1997) Uncertainty and the management of mallard harvests. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 202–216.
- Lembersky, M. R., & Johnson, K. N. (1975) Optimal policies for managed stands: an infinite horizon Markov decision process approach. *Forest Science*, **21**, 109–122.
- Lande R. (1993) Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**, 911–27.
- Lubow, B. C. (1995) SDP: Generalized software for solving stochastic dynamic optimization problems. *Wildlife Society Bulletin*, **23**, 738–742.
- Lubow, B.C. (2001) Adaptive Stochastic Dynamic Programming (ASDP): Version 3.2. Colorado State University, Fort Collins, CO.
- Ludwig, D., & L. Rowe. (1990) Life history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. *American Naturalist*, **135**, 686–707.
- McDonald-Madden, E, Runge M.C., Possingham H.P. & Martin T.G. (2011) Optimal timing for managed relocation of species faced with climate change. *Nature Climate Change*, **1**, 261–265.



- Mangel, M. & Clark, C.W. (1988) *Dynamic Modeling in Behavioral Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C. & Gimenez, O. (2011) Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications*, **21**, 2898–2907.
- Martin, T. G., I. Chadès, P. Arcese, P. P. Marra, H. P. Possingham, & D. R. Norris. (2007) Optimal conservation of migratory species. *PLoS ONE*, **2**, e751.  
doi:10.1371/journal.pone.0000751
- Martin, J., Runge, M.C., Nichols, J.D., Lubow, B.C., & Kendall, W.L., (2009) Structured decision making as a conceptual framework to identify thresholds for conservation and management. *Ecological Applications*, **19**, 1079–1090.
- Martin, J., Kendall, W.L., O’Connell, A.F., Simons, T.R., Waldstein, A.H., Smith, G.W., Schulte, S.A., Rikard, M., Converse S.J., & Runge, M.C. (2010) Optimal control of native predators. *Biological Conservation*, **143**, 1751–1758.
- Martin, J. Fackler, P.L., Nichols, J. D, Lubow B.C., Mitchell J. Eaton, M. J. Runge, M.C, Stith, B.M. & Langtimm C.A. (2011) Structured decision making as a proactive approach to dealing with sea level rise in Florida. *Climatic Change*, **107**, 185–202
- Milner-Gulland, E. J. (1997) A stochastic dynamic programming model for the management of the saiga antelope. *Ecological Applications*, **7**, 130–142.
- Nash S.G. & Sofer, A. (1996) *Linear and Nonlinear Programming*. McGraw-Hill.
- Nichols, J. D. & Williams, B.K. (2006) Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 668–673.

- Nichols, J.D., Runge, M.C., Johnson, F.A. & Williams, B.K. (2007) Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology*, **148**, S343–S349.
- Nicol S. & Chadès, I. (2011) Beyond stochastic dynamic programming: a heuristic sampling method for optimizing conservation decisions in very large state spaces. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 221-228.
- Norgaard, R.B. and R.B. Howarth (1991) Sustainability and Discounting the Future, in R. Constanza (ed), *Ecological Economics: The Science and Management of Sustainability*, New York, Columbia University Press.
- Pichancourt, J.B., Chadès, I., Firn, J., van Klinken, R.D. & Martin, T.G. (2012) Simple rules to contain an invasive species with a complex life cycle and high dispersal capacity. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 52-62.
- Possingham, H.P. (1997) Optimal fire management strategies for threatened species: An application of stochastic dynamic programming to state-dependent environmental decision-making. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **78**.
- Possingham, H.P. (2001) The business of biodiversity: applying decision theory principles to nature conservation. *Tela–Environment, Economy and Society*, **9**.
- Punt, A., & Hilborn, R. (1997) Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **7**, 35–65.
- Puterman, M.L. (1994) *Markov Decision Processes: Discrete Stochastic Dynamic Programming*. John Wiley & Sons,
- Reed, W J. Optimal escapement levels in stochastic and deterministic harvesting models. *Journal of Environmental Economics and Management*, Volume 6, Issue 4, December 1979, Pages 350-363

- Regan, H. M., M. Colyvan, & M. A. Burgman. (2002) A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications*, **12**, 618–628.
- Regan, T.J., McCarthy, M.A., Baxter, P.W.J., Panetta, F.D. & Possingham, H.P. (2006) Optimal eradication: when to stop looking for an invasive plant. *Ecology Letters*, **9**, 759-766.
- Richards, S.A., Possingham, H.P. & Tizard, J. (1999) Optimal fire management for maintaining community diversity. *Ecological Applications*, **9**, 880–892.
- Runge, M.C. & Johnson, F.A. (2002) The importance of functional form in optimal control solutions of problems in population dynamics. *Ecology*, **83**, 1357–1371.
- Runge M.C. (2011) An introduction to adaptive management for threatened and endangered species. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **2**, 220–233.
- Schapaugh, A., W. & Tyre, A., J. (2012) A simple method for dealing with large state spaces. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Shea, K. & Possingham, H. P. (2000) Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 77–86.
- Shea, K. S., Thrall, P. H. & Burdon, J. J. (2000) An integrated approach to management in epidemiology and pest control. *Ecology Letters*, **3**, 150–158.
- Spencer, P.D. (1997). Optimal harvesting of fish populations with nonlinear rates of predation and autocorrelated environmental variability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 59–74
- Simon, H. A., (1979) Rational Decision making in Business Organizations. *American Economic Review*, **69**, 493-513.

- Stephens, P.A. & Sutherland, W.J. (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 401–405.
- Teeter, L., Somers, G. & Sullivan, J. (1993) Optimal forest harvest decisions: A stochastic dynamic programming approach. *Agricultural Systems*, **42**, 73–84.
- Venner, S., Chadès, I., Bel-Venner, M. C., Pasquet, A., Charpillet, F. & Leborgne, R. (2006) Dynamic optimization over infinite-time horizon: Web-building strategy in an orb-weaving spider as a case study. *Journal of Theoretical Biology*, **241**, 725–733
- Walters, C.J. & Hilborn, R. (1976) Adaptive control of fishing systems. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **33**, 145–59.
- Walters, C. J., & Hilborn. R. (1978) Ecological optimization and adaptive management. *Marine Environmental Research*, **9**, 157–188.
- Walters, C. J. (1986) *Adaptive management of renewable resources*. Macmillian, New York, New York.
- Walters, C. J. 1975. Optimal harvest strategies for salmon in relation to environmental variability and uncertain production parameters. I. Fish. Res. Board Can. 32: 1777-1784.
- Wam, H., K. (2009) Economists, time to team up with the ecologists. *Ecological Economics*, **69**, 675-679.
- Westphal, M.I., Pickett, M., Getz W.M., & Possingham H.P. (2003). The use of stochastic dynamic programming in optimal landscape reconstruction for metapopulations. *Ecological Applications*, **13**, 543–555
- Williams, B. K. (2009) Markov decision processes in natural resources management: Observability and uncertainty. *Ecological Modelling*, **220**, 830–840.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M. J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego, California.

Wilson, K.A., McBride, M.F., Bode, M. & Possingham, H.P. (2006) Prioritizing global conservation efforts. *Nature*, **440**, 337-340.

Winkler, C. 1975. An optimization technique for the bud worm forest-pest model. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria. RM-75-11.

**Table 1:** Notation used in dynamic programming

<b>Variable</b>	<b>Notation</b>	<b>Nature</b>
State Variable	$X_t$	Vector indexed by time
Control action	$A_t$	Vector indexed by time
Time	$t$	Index
Optimal action	$D^*$	Vector of length the number of states at time $t$
Utility	$U(X_t, A_t)$	Function of the states and actions
Transition probability	$P(X_{t+1} X_t, A_t)$	Matrix (number of states at $t$ , number of states at $t+1$ )
Value	$V(X_t)$	Vector of length the number of states at $t$
Discount factor	$B$	Real number between 0 and 1

**Table 2:** Non-exhaustive list of studies using stochastic dynamic programming.

Study	State variable	Objective	Actions	Utility function
Shea & Possingham (2000)	Site level of colonization: empty, insecure, established	Bio-control agent colonizing as many sites and as quickly as possible	Many agents released in small patches Few agents in several patches Mix of both strategies	Number of established sites
Venner et al. 2006	Energy supply of the orb-weaving spider	Optimize fitness by maximizing the energy brought by breeding and foraging while minimizing predation and starvation risks	Web building choice possible web size.	Balance between energy gained from eggs laid and prey caught on the web and energy cost from starvation and from predation risks.
Runge & Johnson (2002)	Pre-breeding abundance of ducks	Find the optimal harvest rate given several recruitment and survival functions	Harvest rate	Total number of harvest accumulated through time
Martin <i>et al.</i> (2010)	Female raccoon abundance Oyster productivity	Maintain Oystercatcher productivity above a level necessary for population recovery while minimizing raccoon removal.	Harvest rate in each age class	Total number of raccoons after harvest with a penalty factor when oyster productivity goes below a threshold
Millner-Gulland (1997)	Saiga antelope abundance Proportion of males and females	Maximize monetary yield while preserving the saiga population already threatened by drought	Harvest rate Proportion of males in the harvest	Annual monetary yield from game hunting, given the price of the meat, the horn and management costs

Study	Dynamic model	Optimization	Last value	Uncertainty
Shea & Possingham (2000)	Colonization, extinction, establishment in insecure sites	Backward iteration T=10	Unknown	Probability of establishment and of local extinction
Venner et al. 2006	Discrete Markov model describing the transition energy state of a spider from t to t+1 given the choice of web building of individuals.	Value iteration over an infinite time horizon	Lifetime fitness given its energy state time horizon is expected to be 1	Probability to catch a prey and predation risks
Runge & Johnson (2002)	Reproduction Harvest Natural mortality	Value iteration Infinite time horizon (convergence criterion was no change of state-dependent policy for more than 4 years ) No discount rate	No values were assigned to the terminal state of the process $V(X_T)=0$	Structural uncertainty Recruitment functions (linear, exponential, hyperbolic) Survival functions (constant, logistic, compensatory)
Martin <i>et al.</i> (2010)	Model structured in 3 age classes (raccoon population) Log linear relationship between oyster productivity and total number of raccoons.	Backward iteration over an infinite horizon	The expected abundance range of raccoon at the terminal step	Environmental stochasticity Parameter uncertainty
Millner-Gulland (1997)	Model structure in age and sex classes with density dependent effects on survival	Value iteration infinite horizon	Expected future yield at time horizon is 1	Environmental stochasticity and partial controllability



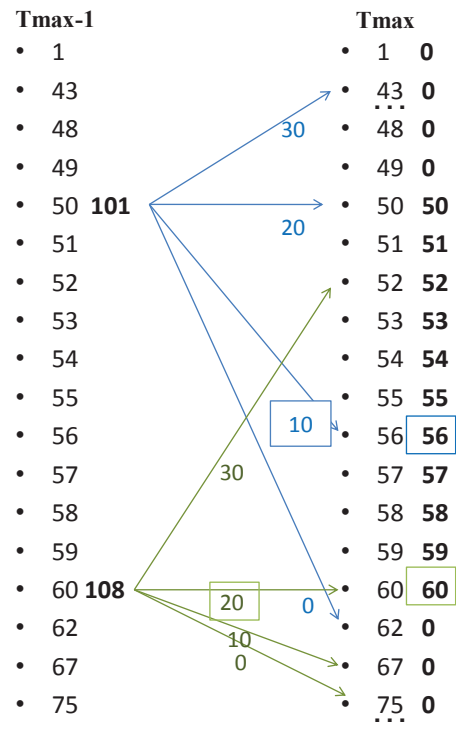
**Table 3:** Main features of software packages implementing dynamic programming. MDPSolve (<https://sites.google.com/site/mdpsolve/>) and MDPToolbox (<http://www.inra.fr/mia/T/MDPtoolbox/>) are considered. MDP is for Markov decision process, POMDP for partially-observed Markov decision process and AM for adaptive management.

	MDPSolve	MDPtoolbox
Management uncertainty	Yes (infinite/finite)	Yes (infinite/finite)
Comments	- Policy iteration by default, Value iteration and backward iteration possible - Need to build transition matrix	- Value iteration by default, Policy iteration and backward iteration possible -f2p and g2p functions compute the transition matrix
Unknown management uncertainty (reinforcement learning)	No	Yes (on Infinite horizon)
Comments		Q-learning
Observation uncertainty (POMDP)	Yes	No
Comments	Infinite or finite horizon	
Model uncertainty (AM)	Yes	Yes
MDPToolbox	Passive and Active	Passive AM only

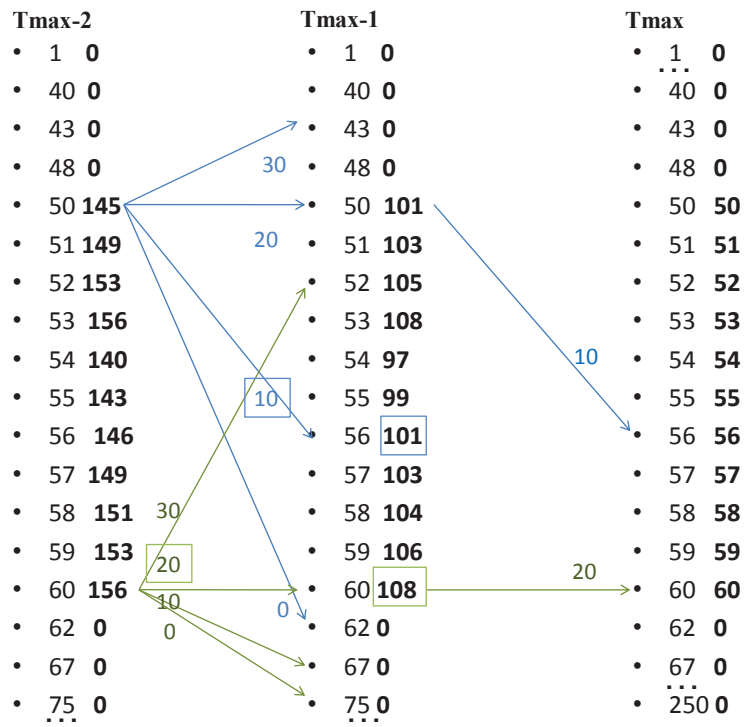
a)

<b>Tmax</b>	
<b>States</b>	<b>Values</b>
• 1	0
• ...	
• 43	0
• 49	0
• 50	50
• 51	51
• 52	52
• 53	53
• 54	54
• 55	55
• 56	56
• 57	57
• 58	58
• 59	59
• 60	60
• ...	
• 67	0
• 75	0
• ...	
• 315	0

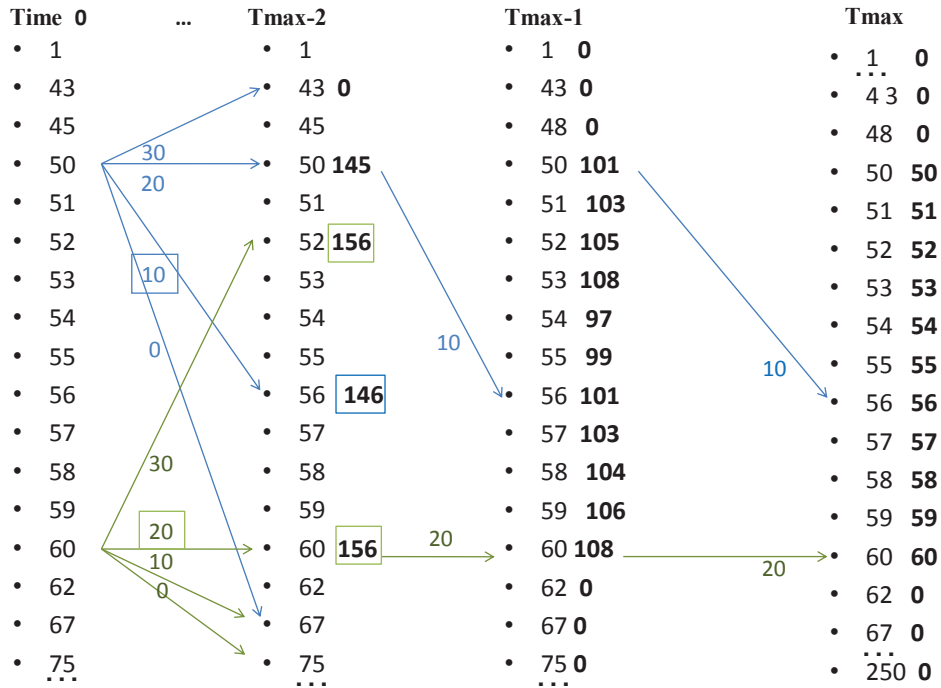
b)



c)



d)



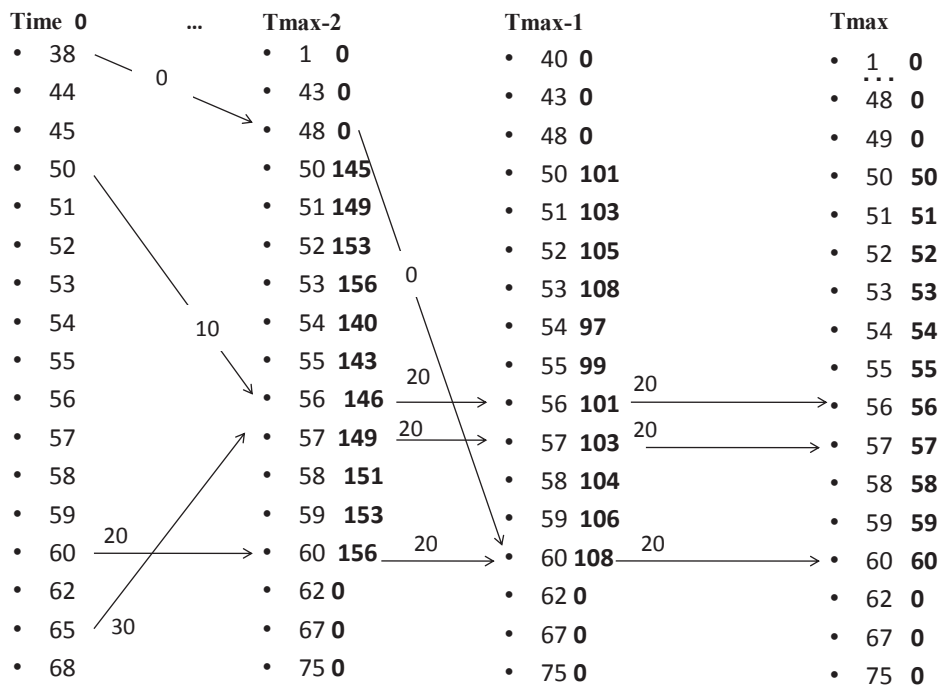
**Fig 1: The Backward iteration showing the successive transition states when applying the best harvest strategy (in %) among 4 possible ones:**

**a)** First step shows all realizations of state variable  $X$  standing for population size, varying from 1 to 250 individuals and the associated values  $V(X_t)$  (bold column) at horizon time  $Tmax$ . For convenience, we shorten the objective to maintaining an abundance range of  $N_{min} = 50$  and  $N_{max} = 60$  so that the values at the endpoint  $Tmax$  worth 0 from state 1 to state  $N_{min} - 1$  and then take the value of the states from  $N_{min}$  to  $N_{max}$ . Beyond  $N_{max}$ , values are again set to 0.

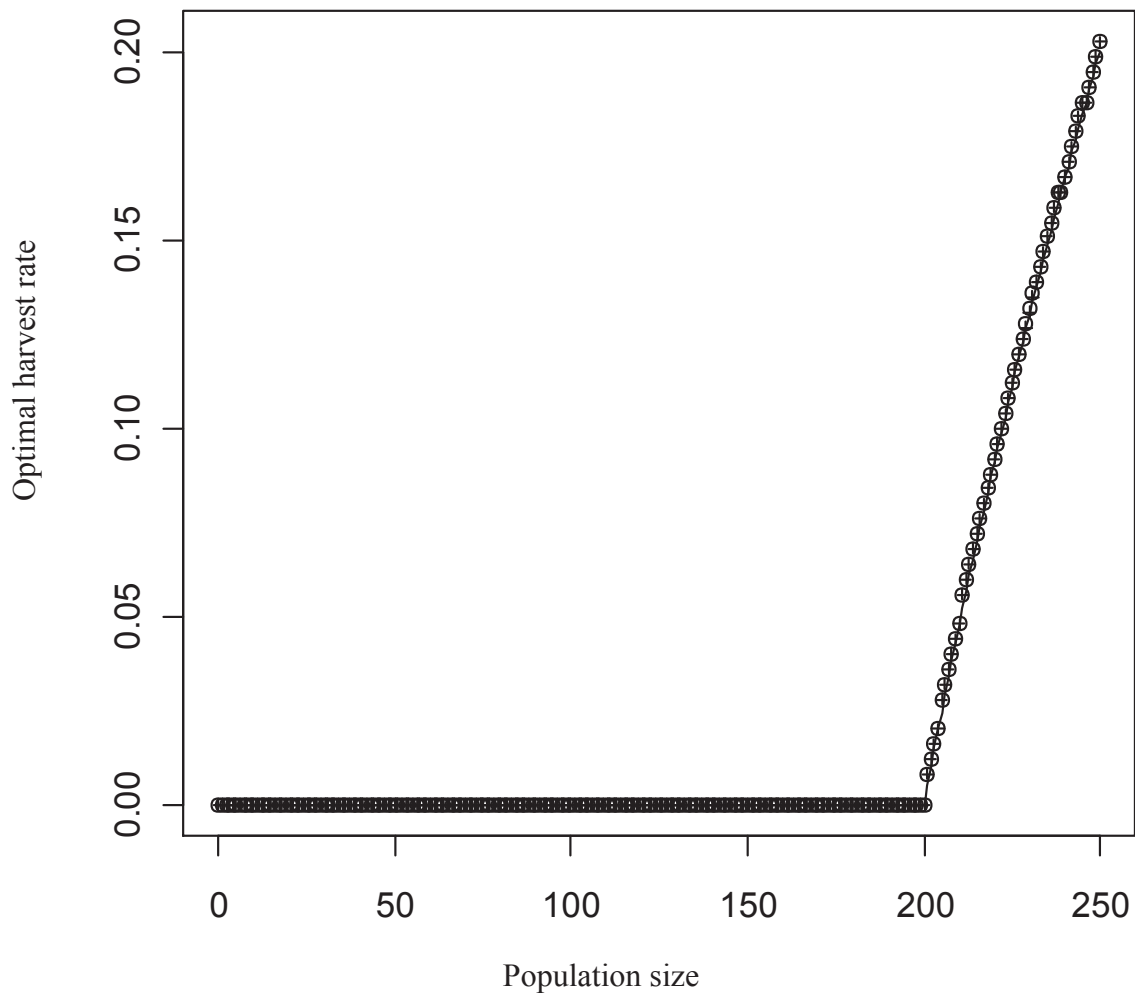
**b)** We proceed backward in time and define possible realizations for states at time  $Tmax-1$ . In this example the state space remains the same across the horizon time. Here we only looked at four potential actions: do nothing, harvest 10, 20 and 30 % of the population. The arrows illustrate the deterministic dynamic of the system, and represent the exponential growth from one year to another (with  $\lambda=1.25$ ), the transition states given the harvest strategies and the current state  $N_{min}$  (blue)  $N_{max}$  (green). The best strategy is framed in blue (for  $N_{min}$ ) and in green (for  $N_{max}$ ), and it stands for the action that maximizes the values at  $Tmax$  also framed in colored squares. From there, we can update the value for the states at  $Tmax-1$ . For instance  $V(50)_{Tmax-1} = 50*(1-0.10)+56 = 101$

**c)** At  $Tmax-2$ , we look again at the transition states for  $N_{min}$  and  $N_{max}$  given the potential actions and we choose the strategy that leads to the next state (at  $Tmax-1$ ) showing the highest value.

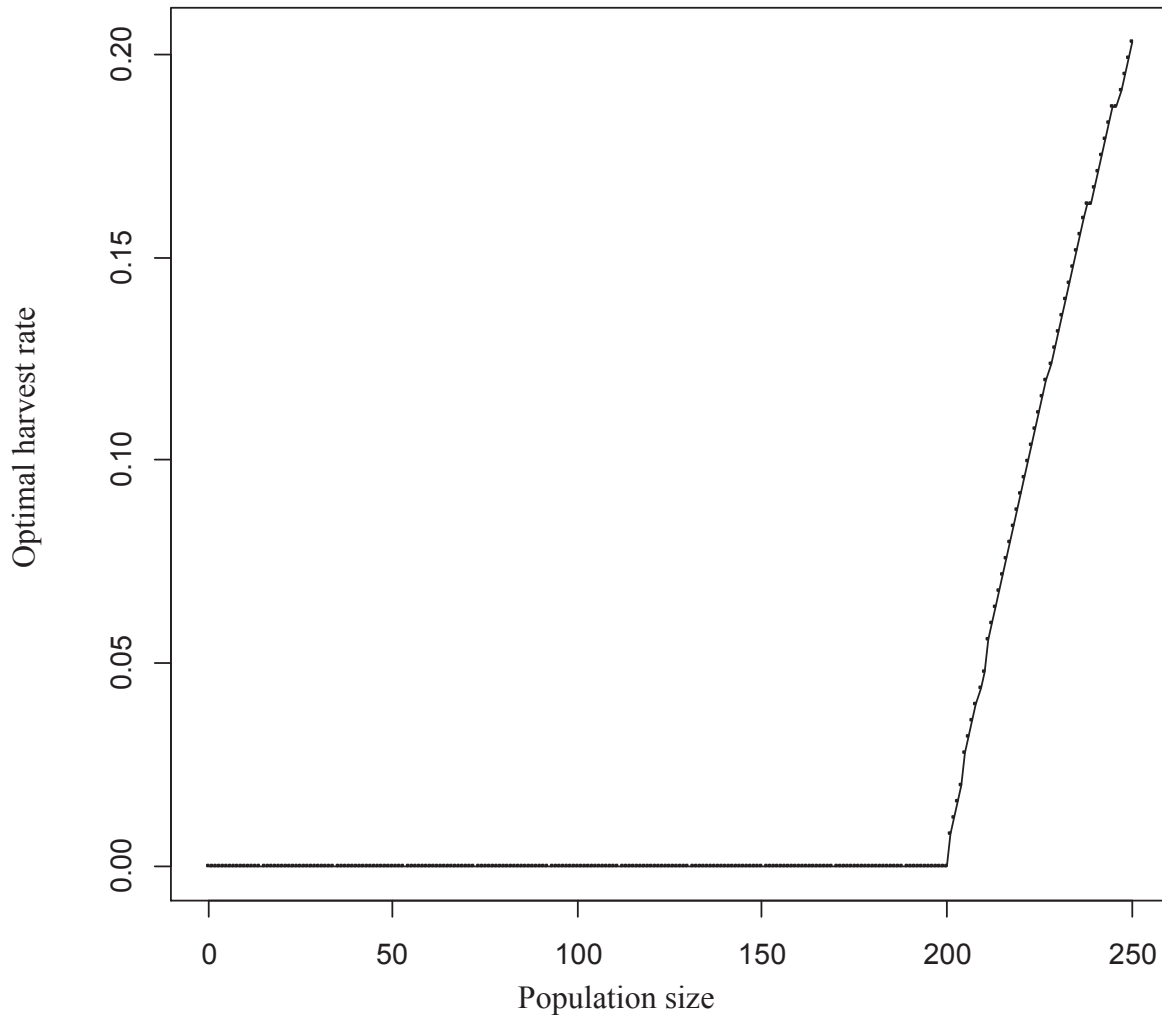
**d)** At time 0, we look one last time at the transition states for  $N_{min}$  and  $N_{max}$  given the potential actions and the strategy that leads to the highest value that is then the optimal solution. So in the backward iteration, optimal action is reached when the procedure reaches the initial time 0.



**Fig. 2: End of the Backward iteration and time sequence of actions for four initial states.** Here, we display the time sequence of actions standing for the trajectory that leads from any initial state to the final objective that is to keep a population between  $N_{min}$  and  $N_{max}$  while harvesting as few individuals as possible. In the example, the recursion starts from the end and goes backward in time. Once values of all states are obtained across the time horizon, we can decide which actions to take across the successive transition states. Here, we look at the best trajectory for four initial states  $N=38, 50, 60$  and  $65$  individuals.



**Fig. 3: Validation of the deterministic model:** Optimal harvest rate obtained with the deterministic model implemented under a value iteration algorithm and a policy iteration algorithm ran over a infinite time horizon (circles). The results were compared with the ones obtained with MDPSolve (circles) and MDPToolbox (cross) . The function solution for this particular example was analytically calculated (black line). We obtained exactly the same optimal solution either we used R code (under value or policy iteration), MDPToolbox and MDPSolve when solving the optimal harvest rate as a function of population size. We acknowledge that dynamic programming is a discrete optimization algorithm, hence not all possible harvest rates can be continuously explored. However, the difference between the solutions obtained by dynamic programming and the explicit solution were never larger than  $10^{-3}$ .



**Fig. 4: Optimal harvest obtained in the stochastic dynamic model that incorporates demographic stochasticity.** Demographic stochasticity stands for individual variability in vital rates. The SDP was run over a finite time horizon (150 years) with the backward iteration procedure. The transition probabilities are changing across the different states according to a specific density function, here that of a Poisson distribution of parameter the next population states.



```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 1: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION
OVER INFINITE HORIZON
# Computation time ~ 1 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed, ranging
from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL (WITH DEMOGRAPHIC PARAMETERS)
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```

```

    return(nextpop)
}

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
#####
#####

# Transition matrix
transition <- array(0, dim = c(length(states), length(states),
length(H)))

# Utility matrix
utility <- array(0, dim = c(length(states), length(H)))

# Fill in the transition and utility matrix
# Loop on all states
for (k in 0:K) {

  # Loop on all actions
  for (i in 1:length(H)) {

    # Calculate the transition state at the next step, given the
    #current state k and the harvest Hi
    nextpop <- dynamic(k, H[i])

    # Compute utility
    utility[k+1,i] <- get_utility(nextpop)

    # Since the state space has a finite dimension, we cap the
    #next population size
    nextpop <- min(round(nextpop), K)

    # Find next state index
    index <- which(states == nextpop)
    transition[k+1,index,i] <- 1

  } # end of action loop
} # end of state loop

```

```

# Discount factor
discount <- 0.9

# Action value vector at tmax
Vtmax <- numeric(length(states))

# Action value vector at t and t+1
Vt <- numeric(length(states))
Vtplus <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# We define a factor and convergence criterion to check for convergence
#time
did_converge <- FALSE
discount <- 0.9
epsilon <- 0.0001

#Tmax <- 150 defining a finite Time horizon in the case of backward
#iteration

# The backward iteration consists in storing action values in the vector
Vt which is the maximum of
# utility plus the future action values for all possible next states.
#Knowing the final action
# values, we can then backwardly reset the next action value Vtplus to
#the new value Vt. We start

#for (t in (Tmax-1):1) { # the backward iteration at time T-1 since we
#already defined the action value at Tmax.
while(did_converge==FALSE) { # infinite value iteration

    # We define a matrix Q that stores the updated action values for
    #all states (rows)and actions (columns)
    Q <- array(0, dim=c(length(states), length(H)))

    for (i in 1:length(H)) {

        # For each harvest rate we fill for all states values (row)
        #the ith column (Action) of matrix Q
        #The utility of the ith action recorded for all states is
        #added to the product of the transition matrix of the ith
        #action by the #action value of all states
        Q[,i] <- utility[,i] + discount*(transition[,i] %*% Vtplus)

    } # end of the harvest loop

    # Find the optimal action value at time t is the maximum of Q
    Vt <- apply(Q, 1, max)

    if(max(abs(Vtplus-Vt)) <= epsilon*(1-discount)/(2*discount))
did_converge <- TRUE

```

```

# After filling vector Vt of the action values at all states, we
#update the vector Vt+1 to Vt
# and we go to the next step standing for previous time t-1, since
# we iterate backward
Vtplus <- Vt

} # end of while loop (in the case of value iteration over infinite
#horizon)
#or end of the time loop (in the case of the backward iteration)

# Find optimal action for each state
for (k in 0:K) {
  # We look for each state which column of Q corresponds to the
#maximum of the last updated value of Vt (the one at time t+1). If the
#index vector is longer than 1 (if there is more than one optimal value
#we chose the minimum harvest rate)
  D[k+1] <- H[(min(which(Q[k+1,] == Vt[k+1])))]
}

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
  exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
lines(states, exact_policy)
D - exact_policy

```

```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 2: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - POLICY ITERATION
OVER INFINITE HORIZON
# Computation time ~ 6 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed ranging
#from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```

```

    return(nextpop)
  }

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH POLICY ITERATION
#####
#####

# Discount factor
discount <- 0.9

# Theta and delta are variables used at the end of each evaluation loop
to check
# when to stop the evaluation step and start the improvement step
theta <- 5.555556e-06

delta <- 0

# Boolean to check for convergence
did_converge <- FALSE

# Action value vector at t
Vt <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# Vector of action values (updated at each iteration)
V <- numeric(length(states))
while(!did_converge) {

  # This control flow evaluates the policy
  repeat {

    # Loop over all states
    for (k in 0:K) {

      # We take the actual value

```

```

    v <- V[k+1]

    # Compute next population size
    # D[k+1] because arrays are indexed from 1 and not 0
    nextpop <- dynamic(k, D[k+1])

    # Compute utility
    utility <- get_utility(nextpop)

    # Truncate and cap population size
    nextpop <- min(round(nextpop), K)

    # Get index of future state
    index <- which(states==nextpop)

    # Update action value
    V[k+1] <- utility + discount*V[index]

    # Take the best improvement on the action values
    delta <- max(delta, abs(v - V[k+1]))

} # end of the state loop

# if the best improvement on action values across the state
#space is higher than a factor then we can test for another
#action value and step to the improvement loop
if (delta >= theta) break

} #end of the evaluation step

did_converge <- TRUE
# Vector to store updated action values for each state
Q <- numeric(length(H))

# This loop improves the policy
for (k in 0:K) {

    # Get the action from actual policy
    d <- D[k+1]

    # Try every possible action and record their corresponding
    #rewards
    for (i in 1:length(H)) {

        # Compute next population size
        nextpop2 <- dynamic(k, H[i])

        # Compute utility
        utility <- get_utility(nextpop2)

        # Truncate and cap population size
        nextpop2 <- min(round(nextpop2), K)

        # Get index of future state
        index2 <- which(states==nextpop2)

        # Update Q

```

```

        Q[i] <- utility + discount*V[index2]
    } # End of loop on actions

    # Find which action is the best
    D[k+1] <- (min(which(Q == max(Q))) - 1)/(K+1)
    if(D[k+1] != d) did_converge <- FALSE

} # End of improvement loop

} # End of main loop

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
    exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
D - exact_policy

```



%%  
%%

% MARESCOT ET AL.

% COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING

%%  
%%

%%  
%%

% APPENDIX 3a: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION WITH  
MDPTOOLBOX

%%  
%%

%%  
%%

% STEP 1: DEFINE OBJECTIVES

%%  
%%

% This is a conceptual step which does not require coding

%%  
%%

% STEP 2: DEFINE STATES

%%  
%%

```
mins = 0;  
maxs = 250;  
ns = 251;  
S = linspace(mins,maxs,ns)';  
lambda = 1.25;
```

%%  
%%

% STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS

%%  
%%

```
mina = 0;  
maxa = 250;  
Umin = 50;  
Umax = 250;  
na = 251;  
a = (linspace(mina,maxa,na)./na)';
```

%%  
%%

% STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS

% STEP 5: DEFINE UTILITY

%%  
%%

% These two steps are done in a single loop

```
P=zeros(size(S,1),size(S,1), size(a,1));  
R=zeros(size(S,1),size(a,1));  
for i = 1:size(S,1)  
    for h = 1:size(a,1)  
  
        Snext = lambda*S(i)*(1-a(h));  
        if (((Snext < Umin) || (Snext > Umax)))  
            R(i,h) = 0;  
        else R(i,h) = Snext;  
        end  
        Snext = min(round(Snext), maxs);  
        P(i,Snext+1,h) = 1;  
    end  
end
```

%%  
%%

% STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION

%%  
%%

```
[V Policy] = mdp_value_iteration(P, R, 0.9);  
plot(S, a(Policy))
```

%%  
%%

% APPENDIX 3b: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION WITH  
MDPSOLVE

%%  
%%

%%  
%%

% STEP 1: DEFINE OBJECTIVES

%%  
%%

% This is a conceptual step which does not require coding

%%  
%%

% STEP 2: DEFINE STATES

%%  
%%

```
mins = 0;
```

```

maxs = 250;
ns = 251;
S = linspace(mins,maxs,ns)';
lambda = 1.25;

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

mina = 0;
maxa = 250;
Umin = 50;
Umax = 250;
na = 251;
a = (linspace(mina,maxa,na)./na)';

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS
% STEP 5: DEFINE UTILITY
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

% Generate all possible State-action combinations
X = rectgrid(S,a);
lx=getl(X,1);
nx=size(X,1);
% Calculate futur states after applying each action to each current state
Snext = lambda.*X(:,1).*(1-X(:,2));

% Fill the reward vector
reward = (Snext(:)>=Umin & Snext(:) <=Umax);
R = zeros(size(Snext,1),1);
R(reward,:) = Snext(reward);

% Build the transition matrix
Snext = min(round(Snext),maxs);
g = @(X) (lambda.*X(:,1).*(1-X(:,2)));
goptions = struct('cleanup', 0, 'recinterp', 0);
P = g2P(g, S, X, goptions);

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
model.lx=lx;
model.X = X;
model.P = P;
delta = 0.9;

```

```
model.d = delta;  
model.R = R;  
result = mdpsolve(model);  
plot(result.Xopt(:,1),result.Xopt(:,2))
```

Appendix S4: Numerical solutions representing for each population abundance the associated optimal harvest rate obtained with our R code, MDPsolve, MDPtoolbox and the analytic solution.

Abundance from 0 to 200	R value iteration	R policy iteration	MDPtoolbox	MDPsolve	Analytic solution
	0	0	0	0	0
201	0,008	0,008	0,008	0,008	0,005
202	0,012	0,012	0,012	0,012	0,010
203	0,016	0,016	0,016	0,016	0,015
204	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020
205	0,028	0,028	0,028	0,028	0,024
206	0,032	0,032	0,032	0,032	0,029
207	0,036	0,036	0,036	0,036	0,034
208	0,040	0,040	0,040	0,040	0,038
209	0,044	0,044	0,044	0,044	0,043
210	0,048	0,048	0,048	0,048	0,048
211	0,056	0,056	0,056	0,056	0,052
212	0,060	0,060	0,060	0,060	0,057
213	0,064	0,064	0,064	0,064	0,061
214	0,068	0,068	0,068	0,068	0,065
215	0,072	0,072	0,072	0,072	0,070
216	0,076	0,076	0,076	0,076	0,074
217	0,080	0,080	0,080	0,080	0,078
218	0,084	0,084	0,084	0,084	0,083
219	0,088	0,088	0,088	0,088	0,087
220	0,092	0,092	0,092	0,092	0,091
221	0,096	0,096	0,096	0,096	0,095
222	0,100	0,100	0,100	0,100	0,099
223	0,104	0,104	0,104	0,104	0,103
224	0,108	0,108	0,108	0,108	0,107
225	0,112	0,112	0,112	0,112	0,111
226	0,116	0,116	0,116	0,116	0,115
227	0,120	0,120	0,120	0,120	0,119
228	0,124	0,124	0,124	0,124	0,123
229	0,127	0,127	0,127	0,128	0,127
230	0,131	0,131	0,131	0,132	0,130
231	0,135	0,135	0,135	0,136	0,134
232	0,139	0,139	0,139	0,139	0,138
233	0,143	0,143	0,143	0,143	0,142
234	0,147	0,147	0,147	0,147	0,145
235	0,151	0,151	0,151	0,151	0,149
236	0,155	0,155	0,155	0,155	0,153
237	0,159	0,159	0,159	0,159	0,156
238	0,163	0,163	0,163	0,163	0,160
239	0,163	0,163	0,163	0,163	0,163
240	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167

241	0,171	0,171	0,171	0,171	0,170
242	0,175	0,175	0,175	0,175	0,174
243	0,179	0,179	0,179	0,179	0,177
244	0,183	0,183	0,183	0,183	0,180
245	0,187	0,187	0,187	0,187	0,184
246	0,187	0,187	0,187	0,187	0,187
247	0,191	0,191	0,191	0,191	0,190
248	0,195	0,195	0,195	0,195	0,194
249	0,199	0,199	0,199	0,199	0,197
250	0,203	0,203	0,203	0,203	0,200

```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 6: STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING MODEL WITH DEMOGRAPHIC
STOCHASTICITY
# Computation time ~ 1 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed, ranging
#from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL (WITH DEMOGRAPHIC PARAMETERS)
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```

```

    return(nextpop)
}

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
#####
#####

# Transition matrix
transition <- array(0, dim = c(length(states), length(states),
length(H)))

# Utility matrix
utility <- array(0, dim = c(length(states), length(H)))

# Fill in the transition and utility matrix
# Loop on all states
for (k in 0:K) {

  # Loop on all actions
  for (i in 1:length(H)) {

    # Calculate the transition state at the next step, given the
    #current state k and the harvest Hi
    nextpop <- dynamic(k, H[i])

    # Implement demographic stochasticity by drawing
    #probability from a Poisson density function
    transition[k+1,,i] <- dpois(states,nextpop)
    # We need to correct this density for the final capping state
    transition[k+1,K+1,i] <- 1 - sum(transition[k+1,-(K+1),i])

    # Compute utility
    utility[k+1,i] <- get_utility(nextpop)

  } # end of action loop
} # end of state loop

# Discount factor
discount <- 0.9

```



```

# Action value vector at tmax
Vtmax <- numeric(length(states))

# Action value vector at t and t+1
Vt <- numeric(length(states))
Vtplus <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# Time horizon
Tmax <- 150

# The backward iteration consists in storing action values in the vector
Vt which is the maximum of
# utility plus the future action values for all possible next states.
Knowing the final action
# values, we can then backwardly reset the next action value Vtplus to
the new value Vt. We start
# The backward iteration at time T-1 since we already defined the action
#value at Tmax.
for (t in (Tmax-1):1) {

  # We define a matrix Q that stores the updated action values for
  #all states (rows)
  # actions (columns)
  Q <- array(0, dim=c(length(states), length(H)))

  for (i in 1:length(H)) {

    # For each harvest rate we fill for all states values (row)
    #the ith column (Action) of matrix Q
    # The utility of the ith action recorded for all states is
    #added to the product of the transition matrix of the ith
    #action by the action value of all states
    Q[,i] <- utility[,i] + discount*(transition[, ,i] %*% Vtplus)

  } # end of the harvest loop

  # Find the optimal action value at time t is the maximum of Q
  Vt <- apply(Q, 1, max)

  # After filling vector Vt of the action values at all states, we
  #update the vector Vt+1 to Vt and we go to the next step standing
  #for previous time t-1, since we iterate backward
  Vtplus <- Vt

} # end of the time loop

# Find optimal action for each state
for (k in 0:K) {
  # We look for each state which column of Q corresponds to the
  #maximum of the last updated value
  # of Vt (the one at time t+1). If the index vector is longer than 1
  #(if there is more than one optimal value we chose the minimum
  #harvest rate)
  D[k+1] <- H[(min(which(Q[k+1,] == Vt[k+1])))]
}

```

```

}

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
  exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

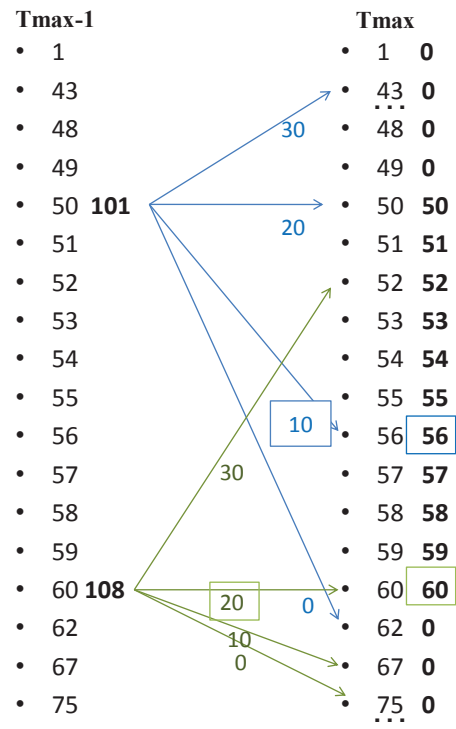
# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
lines(states, exact_policy)
D - exact_policy

```

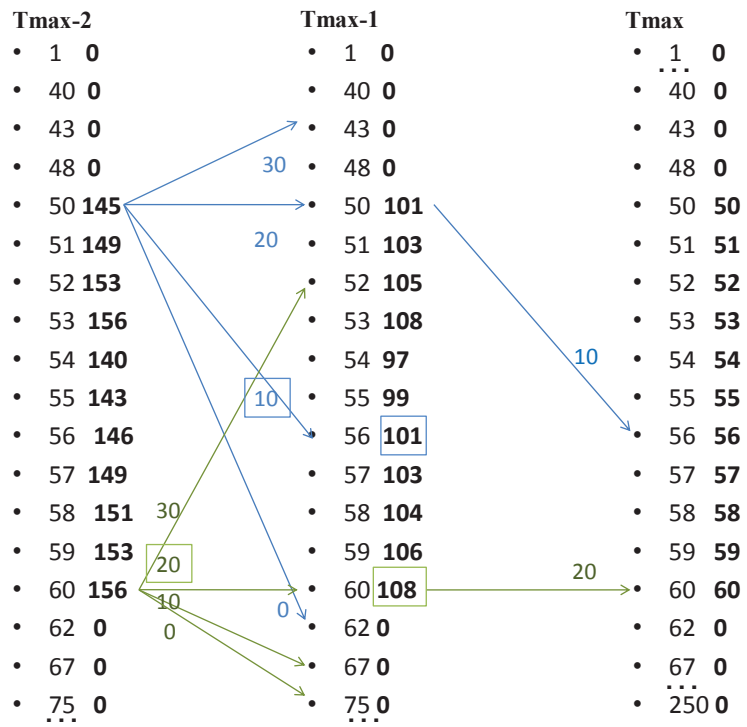
a)

<b>Tmax</b>	
<b>States</b>	<b>Values</b>
• 1	0
• ...	
• 43	0
• 49	0
• 50	50
• 51	51
• 52	52
• 53	53
• 54	54
• 55	55
• 56	56
• 57	57
• 58	58
• 59	59
• 60	60
• ...	
• 67	0
• 75	0
• ...	
• 315	0

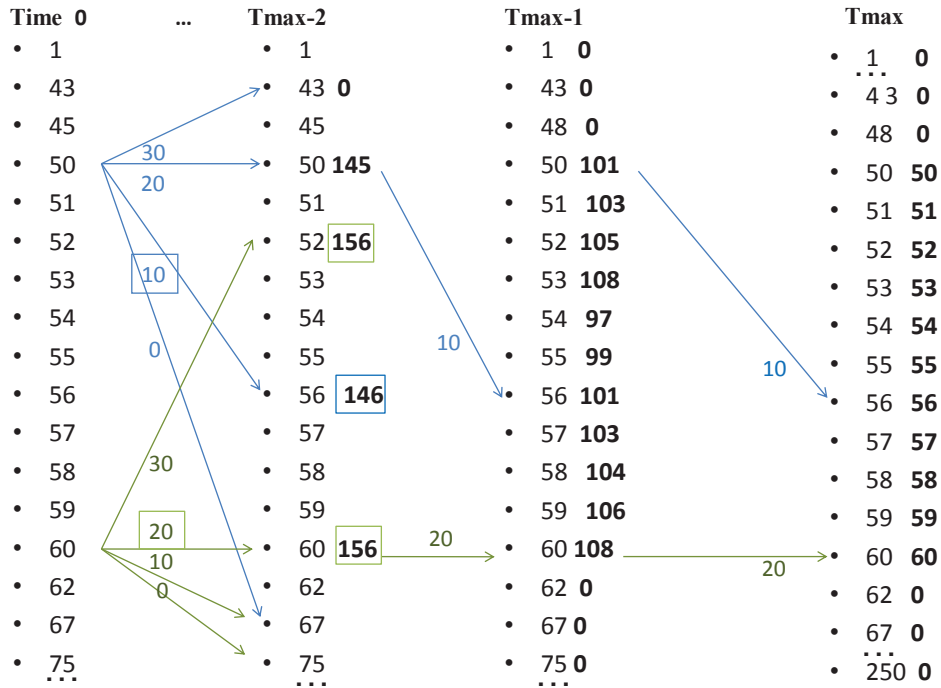
b)



c)



d)



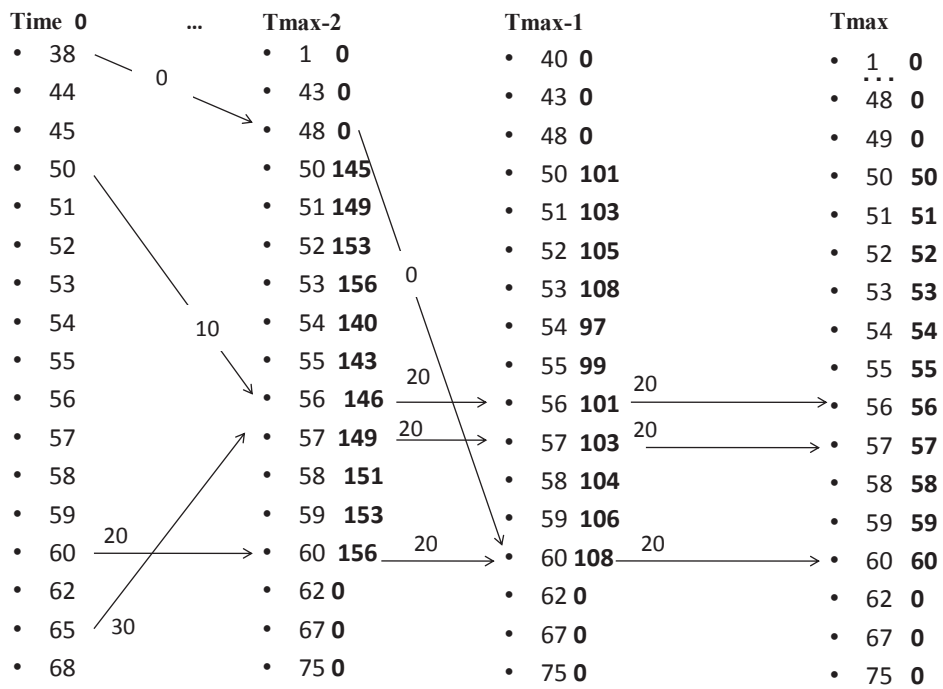
**Fig 1: The Backward iteration showing the successive transition states when applying the best harvest strategy (in %) among 4 possible ones:**

**a)** First step shows all realizations of state variable  $X$  standing for population size, varying from 1 to 250 individuals and the associated values  $V(X_t)$  (bold column) at horizon time  $Tmax$ . For convenience, we shorten the objective to maintaining an abundance range of  $N_{min} = 50$  and  $N_{max} = 60$  so that the values at the endpoint  $Tmax$  worth 0 from state 1 to state  $N_{min} - 1$  and then take the value of the states from  $N_{min}$  to  $N_{max}$ . Beyond  $N_{max}$ , values are again set to 0.

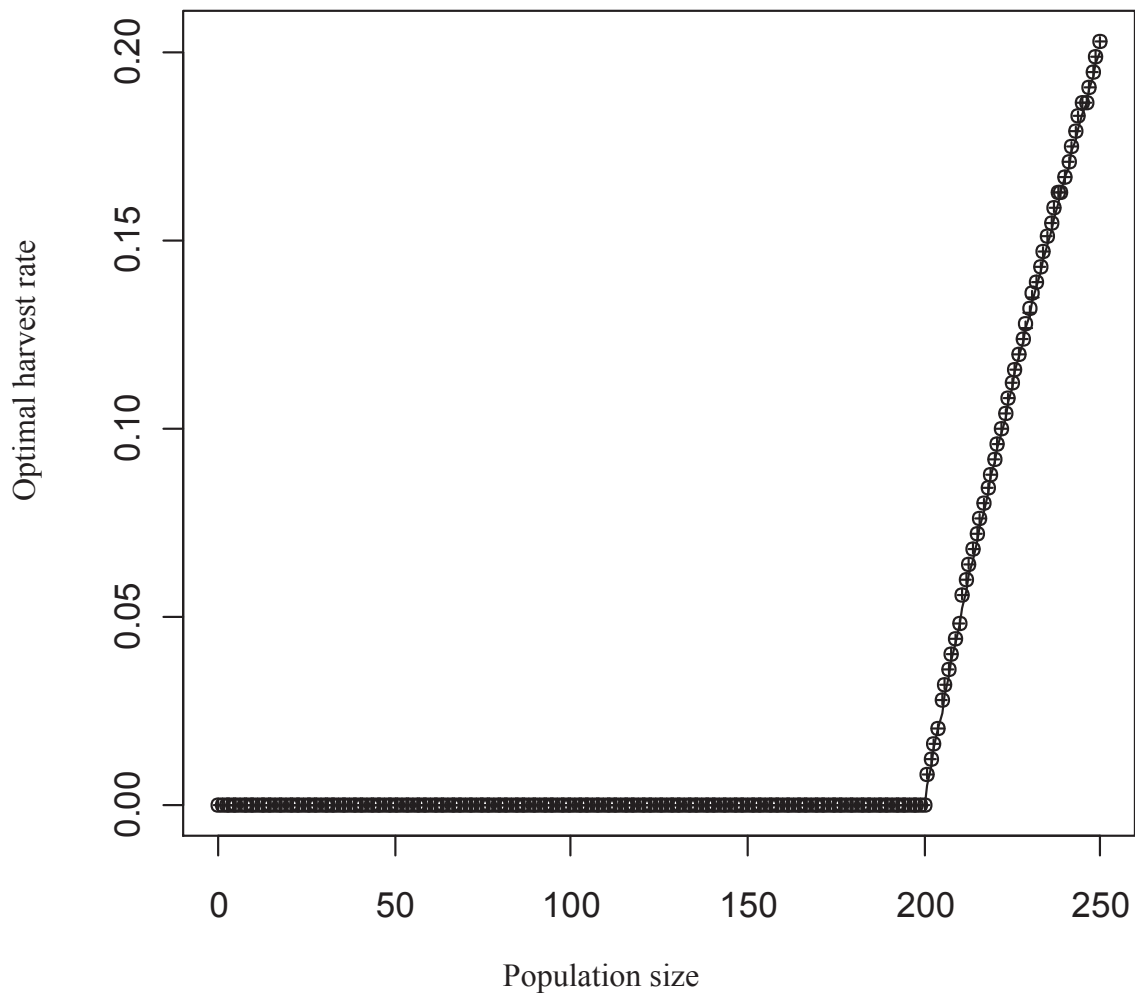
**b)** We proceed backward in time and define possible realizations for states at time  $Tmax-1$ . In this example the state space remains the same across the horizon time. Here we only looked at four potential actions: do nothing, harvest 10, 20 and 30 % of the population. The arrows illustrate the deterministic dynamic of the system, and represent the exponential growth from one year to another (with  $\lambda=1.25$ ), the transition states given the harvest strategies and the current state  $N_{min}$  (blue)  $N_{max}$  (green). The best strategy is framed in blue (for  $N_{min}$ ) and in green (for  $N_{max}$ ), and it stands for the action that maximizes the values at  $Tmax$  also framed in colored squares. From there, we can update the value for the states at  $Tmax-1$ . For instance  $V(50)_{Tmax-1} = 50*(1-0.10)+56 = 101$

**c)** At  $Tmax-2$ , we look again at the transition states for  $N_{min}$  and  $N_{max}$  given the potential actions and we choose the strategy that leads to the next state (at  $Tmax-1$ ) showing the highest value.

**d)** At time 0, we look one last time at the transition states for  $N_{min}$  and  $N_{max}$  given the potential actions and the strategy that leads to the highest value that is then the optimal solution. So in the backward iteration, optimal action is reached when the procedure reaches the initial time 0.

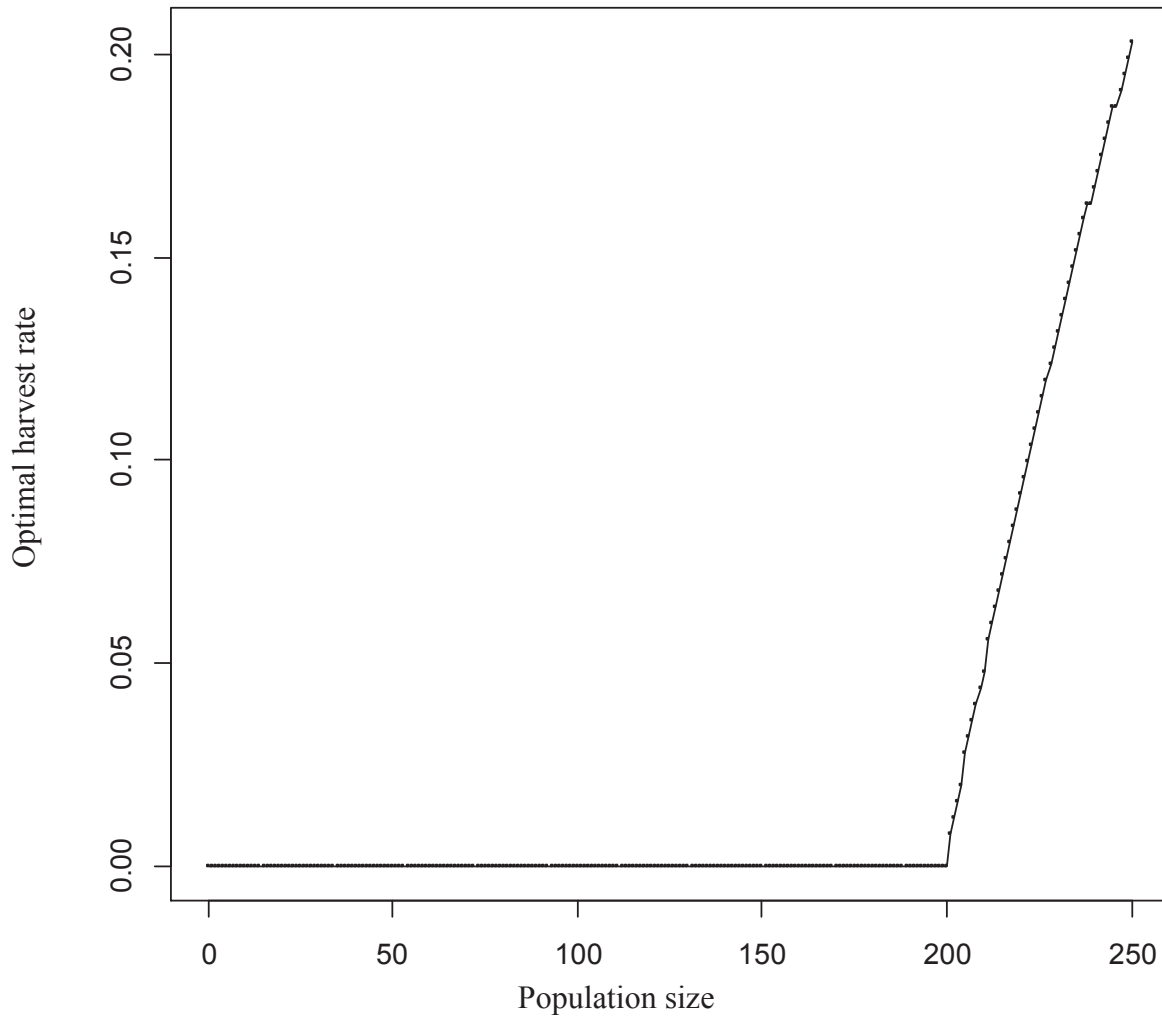


**Fig. 2: End of the Backward iteration and time sequence of actions for four initial states.** Here, we display the time sequence of actions standing for the trajectory that leads from any initial state to the final objective that is to keep a population between  $N_{min}$  and  $N_{max}$  while harvesting as few individuals as possible. In the example, the recursion starts from the end and goes backward in time. Once values of all states are obtained across the time horizon, we can decide which actions to take across the successive transition states. Here, we look at the best trajectory for four initial states  $N=38, 50, 60$  and  $65$  individuals.



**Fig. 3: Validation of the deterministic model:** Optimal harvest rate obtained with the deterministic model implemented under a value iteration algorithm and a policy iteration algorithm ran over a infinite time horizon (circles). The results were compared with the ones obtained with MDPSolve (circles) and MDPToolbox (cross) . The function solution for this particular example was analytically calculated (black line). We obtained exactly the same optimal solution either we used R code (under value or policy iteration), MDPToolbox and MDPSolve when solving the optimal harvest rate as a function of population size. We acknowledge that dynamic programming is a discrete optimization algorithm, hence not all possible harvest rates can be continuously explored. However, the difference between the solutions obtained by dynamic programming and the explicit solution were never larger than  $10^{-3}$ .





**Fig. 4: Optimal harvest obtained in the stochastic dynamic model that incorporates demographic stochasticity.** Demographic stochasticity stands for individual variability in vital rates. The SDP was run over a finite time horizon (150 years) with the backward iteration procedure. The transition probabilities are changing across the different states according to a specific density function, here that of a Poisson distribution of parameter the next population states.

```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 1: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION
OVER INFINITE HORIZON
# Computation time ~ 1 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed, ranging
from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL (WITH DEMOGRAPHIC PARAMETERS)
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```

```

    return(nextpop)
}

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
#####
#####

# Transition matrix
transition <- array(0, dim = c(length(states), length(states),
length(H)))

# Utility matrix
utility <- array(0, dim = c(length(states), length(H)))

# Fill in the transition and utility matrix
# Loop on all states
for (k in 0:K) {

  # Loop on all actions
  for (i in 1:length(H)) {

    # Calculate the transition state at the next step, given the
    #current state k and the harvest Hi
    nextpop <- dynamic(k, H[i])

    # Compute utility
    utility[k+1,i] <- get_utility(nextpop)

    # Since the state space has a finite dimension, we cap the
    #next population size
    nextpop <- min(round(nextpop), K)

    # Find next state index
    index <- which(states == nextpop)
    transition[k+1,index,i] <- 1

  } # end of action loop
} # end of state loop

```

```

# Discount factor
discount <- 0.9

# Action value vector at tmax
Vtmax <- numeric(length(states))

# Action value vector at t and t+1
Vt <- numeric(length(states))
Vtplus <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# We define a factor and convergence criterion to check for convergence
#time
did_converge <- FALSE
discount <- 0.9
epsilon <- 0.0001

#Tmax <- 150 defining a finite Time horizon in the case of backward
#iteration

# The backward iteration consists in storing action values in the vector
Vt which is the maximum of
# utility plus the future action values for all possible next states.
#Knowing the final action
# values, we can then backwardly reset the next action value Vtplus to
#the new value Vt. We start

#for (t in (Tmax-1):1) { # the backward iteration at time T-1 since we
#already defined the action value at Tmax.
while(did_converge==FALSE) { # infinite value iteration

  # We define a matrix Q that stores the updated action values for
  #all states (rows)and actions (columns)
  Q <- array(0, dim=c(length(states), length(H)))

  for (i in 1:length(H)) {

    # For each harvest rate we fill for all states values (row)
    #the ith column (Action) of matrix Q
    #The utility of the ith action recorded for all states is
    #added to the product of the transition matrix of the ith
    #action by the #action value of all states
    Q[,i] <- utility[,i] + discount*(transition[,i] %*% Vtplus)

  } # end of the harvest loop

  # Find the optimal action value at time t is the maximum of Q
  Vt <- apply(Q, 1, max)

  if(max(abs(Vtplus-Vt)) <= epsilon*(1-discount)/(2*discount))
did_converge <- TRUE
}

```

```

# After filling vector Vt of the action values at all states, we
#update the vector Vt+1 to Vt
# and we go to the next step standing for previous time t-1, since
# we iterate backward
Vtplus <- Vt

} # end of while loop (in the case of value iteration over infinite
#horizon)
#or end of the time loop (in the case of the backward iteration)

# Find optimal action for each state
for (k in 0:K) {
  # We look for each state which column of Q corresponds to the
#maximum of the last updated value of Vt (the one at time t+1). If the
#index vector is longer than 1 (if there is more than one optimal value
#we chose the minimum harvest rate)
  D[k+1] <- H[(min(which(Q[k+1,] == Vt[k+1])))]
}

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
  exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
lines(states, exact_policy)
D - exact_policy

```

```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 2: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - POLICY ITERATION
OVER INFINITE HORIZON
# Computation time ~ 6 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed ranging
#from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```

```

    return(nextpop)
  }

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH POLICY ITERATION
#####
#####

# Discount factor
discount <- 0.9

# Theta and delta are variables used at the end of each evaluation loop
to check
# when to stop the evaluation step and start the improvement step
theta <- 5.555556e-06

delta <- 0

# Boolean to check for convergence
did_converge <- FALSE

# Action value vector at t
Vt <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# Vector of action values (updated at each iteration)
V <- numeric(length(states))
while(!did_converge) {

  # This control flow evaluates the policy
  repeat {

    # Loop over all states
    for (k in 0:K) {

      # We take the actual value

```

```

    v <- V[k+1]

    # Compute next population size
    # D[k+1] because arrays are indexed from 1 and not 0
    nextpop <- dynamic(k, D[k+1])

    # Compute utility
    utility <- get_utility(nextpop)

    # Truncate and cap population size
    nextpop <- min(round(nextpop), K)

    # Get index of future state
    index <- which(states==nextpop)

    # Update action value
    V[k+1] <- utility + discount*V[index]

    # Take the best improvement on the action values
    delta <- max(delta, abs(v - V[k+1]))

} # end of the state loop

# if the best improvement on action values across the state
#space is higher than a factor then we can test for another
#action value and step to the improvement loop
if (delta >= theta) break

} #end of the evaluation step

did_converge <- TRUE
# Vector to store updated action values for each state
Q <- numeric(length(H))

# This loop improves the policy
for (k in 0:K) {

    # Get the action from actual policy
    d <- D[k+1]

    # Try every possible action and record their corresponding
    #rewards
    for (i in 1:length(H)) {

        # Compute next population size
        nextpop2 <- dynamic(k, H[i])

        # Compute utility
        utility <- get_utility(nextpop2)

        # Truncate and cap population size
        nextpop2 <- min(round(nextpop2), K)

        # Get index of future state
        index2 <- which(states==nextpop2)

        # Update Q

```



```

        Q[i] <- utility + discount*V[index2]
    } # End of loop on actions

    # Find which action is the best
    D[k+1] <- (min(which(Q == max(Q))) - 1)/(K+1)
    if(D[k+1] != d) did_converge <- FALSE

} # End of improvement loop

} # End of main loop

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
    exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
D - exact_policy

```

%%  
%%

% MARESCOT ET AL.

% COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING

%%  
%%

%%  
%%

% APPENDIX 3a: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION WITH  
MDPTOOLBOX

%%  
%%

%%  
%%

% STEP 1: DEFINE OBJECTIVES

%%  
%%

% This is a conceptual step which does not require coding

%%  
%%

% STEP 2: DEFINE STATES

%%  
%%

```
mins = 0;  
maxs = 250;  
ns = 251;  
S = linspace(mins,maxs,ns)';  
lambda = 1.25;
```

%%  
%%

% STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS

%%  
%%

```
mina = 0;  
maxa = 250;  
Umin = 50;  
Umax = 250;  
na = 251;  
a = (linspace(mina,maxa,na)./na)';
```

%%  
%%

% STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS

% STEP 5: DEFINE UTILITY

%%  
%%

% These two steps are done in a single loop

```
P=zeros(size(S,1),size(S,1), size(a,1));  
R=zeros(size(S,1),size(a,1));  
for i = 1:size(S,1)  
    for h = 1:size(a,1)  
  
        Snext = lambda*S(i)*(1-a(h));  
        if (((Snext < Umin) || (Snext > Umax)))  
            R(i,h) = 0;  
        else R(i,h) = Snext;  
        end  
        Snext = min(round(Snext), maxs);  
        P(i,Snext+1,h) = 1;  
    end  
end
```

%%  
%%

% STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION

%%  
%%

```
[V Policy] = mdp_value_iteration(P, R, 0.9);  
plot(S, a(Policy))
```

%%  
%%

% APPENDIX 3b: DETERMINISTIC DYNAMIC PROGRAMIC MODEL - VALUE ITERATION WITH  
MDPSOLVE

%%  
%%

%%  
%%

% STEP 1: DEFINE OBJECTIVES

%%  
%%

% This is a conceptual step which does not require coding

%%  
%%

% STEP 2: DEFINE STATES

%%  
%%

```
mins = 0;
```

```

maxs = 250;
ns = 251;
S = linspace(mins,maxs,ns)';
lambda = 1.25;

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

mina = 0;
maxa = 250;
Umin = 50;
Umax = 250;
na = 251;
a = (linspace(mina,maxa,na)./na)';

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL AND DEMOGRAPHIC PARAMETERS
% STEP 5: DEFINE UTILITY
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

% Generate all possible State-action combinations
X = rectgrid(S,a);
lx=getl(X,1);
nx=size(X,1);
% Calculate futur states after applying each action to each current state
Snext = lambda.*X(:,1).*(1-X(:,2));

% Fill the reward vector
reward = (Snext(:)>=Umin & Snext(:) <=Umax);
R = zeros(size(Snext,1),1);
R(reward,:) = Snext(reward);

% Build the transition matrix
Snext = min(round(Snext),maxs);
g = @(X) (lambda.*X(:,1).*(1-X(:,2)));
goptions = struct('cleanup', 0, 'recinterp', 0);
P = g2P(g, S, X, goptions);

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
% STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%
model.lx=lx;
model.X = X;
model.P = P;
delta = 0.9;

```

```
model.d = delta;  
model.R = R;  
result = mdpsolve(model);  
plot(result.Xopt(:,1),result.Xopt(:,2))
```

Appendix S4: Numerical solutions representing for each population abundance the associated optimal harvest rate obtained with our R code, MDPsolve, MDPtoolbox and the analytic solution.

Abundance from 0 to 200	R value iteration	R policy iteration	MDPtoolbox	MDPsolve	Analytic solution
	0	0	0	0	0
201	0,008	0,008	0,008	0,008	0,005
202	0,012	0,012	0,012	0,012	0,010
203	0,016	0,016	0,016	0,016	0,015
204	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020
205	0,028	0,028	0,028	0,028	0,024
206	0,032	0,032	0,032	0,032	0,029
207	0,036	0,036	0,036	0,036	0,034
208	0,040	0,040	0,040	0,040	0,038
209	0,044	0,044	0,044	0,044	0,043
210	0,048	0,048	0,048	0,048	0,048
211	0,056	0,056	0,056	0,056	0,052
212	0,060	0,060	0,060	0,060	0,057
213	0,064	0,064	0,064	0,064	0,061
214	0,068	0,068	0,068	0,068	0,065
215	0,072	0,072	0,072	0,072	0,070
216	0,076	0,076	0,076	0,076	0,074
217	0,080	0,080	0,080	0,080	0,078
218	0,084	0,084	0,084	0,084	0,083
219	0,088	0,088	0,088	0,088	0,087
220	0,092	0,092	0,092	0,092	0,091
221	0,096	0,096	0,096	0,096	0,095
222	0,100	0,100	0,100	0,100	0,099
223	0,104	0,104	0,104	0,104	0,103
224	0,108	0,108	0,108	0,108	0,107
225	0,112	0,112	0,112	0,112	0,111
226	0,116	0,116	0,116	0,116	0,115
227	0,120	0,120	0,120	0,120	0,119
228	0,124	0,124	0,124	0,124	0,123
229	0,127	0,127	0,127	0,128	0,127
230	0,131	0,131	0,131	0,132	0,130
231	0,135	0,135	0,135	0,136	0,134
232	0,139	0,139	0,139	0,139	0,138
233	0,143	0,143	0,143	0,143	0,142
234	0,147	0,147	0,147	0,147	0,145
235	0,151	0,151	0,151	0,151	0,149
236	0,155	0,155	0,155	0,155	0,153
237	0,159	0,159	0,159	0,159	0,156
238	0,163	0,163	0,163	0,163	0,160
239	0,163	0,163	0,163	0,163	0,163
240	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167

241	0,171	0,171	0,171	0,171	0,170
242	0,175	0,175	0,175	0,175	0,174
243	0,179	0,179	0,179	0,179	0,177
244	0,183	0,183	0,183	0,183	0,180
245	0,187	0,187	0,187	0,187	0,184
246	0,187	0,187	0,187	0,187	0,187
247	0,191	0,191	0,191	0,191	0,190
248	0,195	0,195	0,195	0,195	0,194
249	0,199	0,199	0,199	0,199	0,197
250	0,203	0,203	0,203	0,203	0,200

```

#####
#####
# MARESCOT ET AL.
# COMPLEX DECISIONS MADE SIMPLE: A PRIMER ON STOCHASTIC DYNAMIC
PROGRAMMING
#####
#####

#####
#####
# APPENDIX 6: STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING MODEL WITH DEMOGRAPHIC
STOCHASTICITY
# Computation time ~ 1 min. on an Intel Xeon CPU X5670 Westmere @2.93 GHz
#####
#####

#####
#####
# STEP 1: DEFINE OBJECTIVES
#####
#####

# This is a conceptual step which does not require coding

#####
#####
# STEP 2: DEFINE STATES
#####
#####

# state space limit
K <- 250

# Vector of all possible states
states <- 0:K

#####
#####
# STEP 3: DEFINE CONTROL ACTIONS
#####
#####

# Vector of actions: rate of the population that can be removed, ranging
# from 0 to 1
H <- seq(0, 1, 1/(K+1))

#####
#####
# STEP 4: DEFINE DYNAMIC MODEL (WITH DEMOGRAPHIC PARAMETERS)
#####
#####

# Population growth rate
lambda <- 1.25

# Function for the exponential growth of the dynamic model
dynamic <- function(actualpop, action) {
  nextpop <- actualpop*lambda*(1-action)
}

```



```

    return(nextpop)
}

#####
#####
# STEP 5: DEFINE UTILITY
#####
#####

# Maximum objective threshold for population abundance
Nmax <- 250

# Minimum objective threshold for population abundance
Nmin <- 50

# Utility function
get_utility <- function(x) {
  return(ifelse(x < Nmin | x > Nmax, 0, x))
}

#####
#####
# STEP 6: SOLVE BELLMAN EQUATION WITH VALUE ITERATION
#####
#####

# Transition matrix
transition <- array(0, dim = c(length(states), length(states),
length(H)))

# Utility matrix
utility <- array(0, dim = c(length(states), length(H)))

# Fill in the transition and utility matrix
# Loop on all states
for (k in 0:K) {

  # Loop on all actions
  for (i in 1:length(H)) {

    # Calculate the transition state at the next step, given the
    #current state k and the harvest Hi
    nextpop <- dynamic(k, H[i])

    # Implement demographic stochasticity by drawing
    #probability from a Poisson density function
    transition[k+1,,i] <- dpois(states,nextpop)
    # We need to correct this density for the final capping state
    transition[k+1,K+1,i] <- 1 - sum(transition[k+1,-(K+1),i])

    # Compute utility
    utility[k+1,i] <- get_utility(nextpop)

  } # end of action loop
} # end of state loop

# Discount factor
discount <- 0.9

```

```

# Action value vector at tmax
Vtmax <- numeric(length(states))

# Action value vector at t and t+1
Vt <- numeric(length(states))
Vtplus <- numeric(length(states))

# Optimal policy vector
D <- numeric(length(states))

# Time horizon
Tmax <- 150

# The backward iteration consists in storing action values in the vector
# Vt which is the maximum of
# utility plus the future action values for all possible next states.
# Knowing the final action
# values, we can then backwardly reset the next action value Vtplus to
# the new value Vt. We start
# The backward iteration at time T-1 since we already defined the action
# value at Tmax.
for (t in (Tmax-1):1) {

  # We define a matrix Q that stores the updated action values for
  # all states (rows)
  # actions (columns)
  Q <- array(0, dim=c(length(states), length(H)))

  for (i in 1:length(H)) {

    # For each harvest rate we fill for all states values (row)
    # the ith column (Action) of matrix Q
    # The utility of the ith action recorded for all states is
    # added to the product of the transition matrix of the ith
    # action by the action value of all states
    Q[,i] <- utility[,i] + discount*(transition[, ,i] %*% Vtplus)

  } # end of the harvest loop

  # Find the optimal action value at time t is the maximum of Q
  Vt <- apply(Q, 1, max)

  # After filling vector Vt of the action values at all states, we
  # update the vector Vt+1 to Vt and we go to the next step standing
  # for previous time t-1, since we iterate backward
  Vtplus <- Vt

} # end of the time loop

# Find optimal action for each state
for (k in 0:K) {
  # We look for each state which column of Q corresponds to the
  # maximum of the last updated value
  # of Vt (the one at time t+1). If the index vector is longer than 1
  # (if there is more than one optimal value we chose the minimum
  # harvest rate)
  D[k+1] <- H[(min(which(Q[k+1,] == Vt[k+1])))]
}

```

```

}

#####
#####
# PLOT SOLUTION
#####
#####

plot(states, D, xlab="Population size", ylab="harvest rate")

#####
#####
# PROOF OF OPTIMALITY: COMPARE WITH ANALYTICAL SOLUTION
#####
#####

exact_policy <- rep(0,K)
for (k in 0:K) {
  exact_policy[k+1] <- max(0, 1 - K/(k*lambda))
}

# The difference between Bellman equation solution and the analytical
#solution is small:
lines(states, exact_policy)
D - exact_policy

```

ARTICLE 4

---

**MARESCOT, L., CHAPRON, G., DUCHAMP, C., MARBOUTIN, E.,  
GIMENEZ, O.**

**USING STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING TO DELINEATE AN  
OPTIMAL HARVEST POLICY FOR WOLF MANAGEMENT IN FRANCE.**

---

# Making decisions to reconcile conservation and control of a recovering predator population

Lucile Marescot<sup>1\*</sup>, Olivier Gimenez<sup>1</sup>, Christophe Duchamp<sup>2</sup>, Eric Marboutin<sup>3</sup>,  
Guillaume Chapron<sup>4</sup>

1. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, campus CNRS, UMR 5175,  
1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France

2. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA prédateurs et  
animaux déprédateurs, Parc Micropolis, 05000 Gap, France

3. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ZI Mayencin, 5 allée de  
Béthléem, 38610 Gières, France

4. Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish  
University of Agricultural Sciences, 73091 Riddarhyttan, Sweden

## Introduction

Most large carnivores have undergone different management levels, ranging from exhaustive eradication campaigns to complete protection following reintroduction or natural recolonisation (Mech 1995; Linnell *et al.* 2010). Nowadays, large carnivore conservation remains highly controversial because of the opposite views of stakeholders on the issue. Large carnivore managers have to deal with two main issues: 1) While most of these species are protected by federal or state laws, some interest groups (most often hunters and farmers) call for removal derogations because of more or less direct competition with their activities and livelihood (Linnell *et al.* 2010 for lynx (*Lynx lynx*); Balme *et al.* 2009 for leopards (*Panthera pardus*); Mech 2010 for wolves (*Canis lupus*); Tufto *et al.* 1999 for bears (*Ursus arctos*)); 2) The impacts of management decision on population dynamics remain often poorly known, and inappropriate decisions can either lead to local extinction of a protected species or

---

\* Corresponding author: E-mail : lucile.marescot@cefe.cnrs.fr

been widely used for large carnivores (Boyce 1993, for grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*), Taylor *et al.* 2005 for polar bears (*Ursus maritimus*); Ferreras *et al.* 2001, for Iberian lynx (*Lynx pardinus*); Carroll & Miquelle, 2006, for tigers (*Panthera tigris*); Burrow *et al.* 1994 for African wild dogs (*Lycaon pictus*); Chapron *et al.* 2003, for wolves). However, it is difficult to guarantee that PVA accurately estimate the risk of extinction (Coulson 2001; White *et al.* 2000). Patterson and Murray (2008) showed that the extinction risk of wolves in Algonquin Park was overestimated, while in other studies it was underestimated (Reed 2003; Ludwig 1999). The main downfall of PVA is its sensitivity to variances in the system and its lack of integration of species social structure (Reed *et al.* 2002; Vucetich and Creel, 1999). Another drawback of PVA is that it investigates the outcome of a time-invariant management strategy projected over a long time through Monte Carlo simulations. Furthermore, extinction risk is very sensitive to model assumptions and its precision becomes so low after a few time steps that the estimate is meaningless (Ludwig 1999).

An alternative approach to PVA is Structured Decision Making (SDM), which defines a broad pool of optimization methods intended to return the optimal state-dependent policy when managing a system with an uncertain dynamic and under constraining objectives (Martin *et al.* 2010; Polasky *et al.* 2011; Fischer *et al.* 2009). Several studies have illustrated the advantages of adopting SDM to reach management objectives over the Monte Carlo simulation approach (Baxter & Possingham 2011; Westphal *et al.* 2003; Hauser 2007). For instance, Baxter and Possingham (2011) optimized the search strategy for the invasive fire ant (*Solenopsis invicta*) in Australia and predicted the population density under several monitoring and management scenarios. In a first scenario, they applied each year the optimal solution obtained by SDM among 3 strategies: searching quickly many sites, searching carefully few sites or not searching and improving the predictions of the species distribution range. In other scenarios, they simulated the same strategy over time, whatever the effects of previous management action. Finally, they demonstrated that waiting 5 years before acting in order to improve knowledge on the species distribution would allow completely eradicating the species in less than 20 years. On the contrary, under the simulation scenarios, the population was always kept under a certain density but never managed to be eradicated (Baxter and Possingham 2012). Even though SDM efficiency over PVA has not yet been demonstrated on large carnivore management, we assume in this study that accounting for effects of management action on large carnivore population size and

structure would be beneficial and bring further insights for the evaluation of management performance over time.

The wolf is a social species living in packs generally composed of a breeding pair with their offspring of the previous years (Mech & Boitani, 2003). This species has a high ecological plasticity, high fertility and dispersal rate and can bare relatively high harvest pressure (Mech 1995). However, a high harvest pressure can disturb the species social structure by impacting the kinship structure of a pack, the defined dominance relationships, the territorial and dispersal behavior. So high and random culling, by releasing intra-specific competition, may not make any difference in the wolf kill rates (Haber 1996; Rutledge *et al.* 2009). Therefore, to make safe and efficient decisions, it is essential to determine harvest strategies that depend on the size and structure of these socially-structured populations (Stephens *et al.* 2002; Milner-Gulland 1997).

In this study we focused on how to predict under uncertainty the ecological responses of a wolf population to different control strategies given the objectives of wolf management in France. Since 1992, wolves from Italian origins are naturally re-colonizing the French Alps (Valière *et al.* 2003, Fabbri *et al.* 2007, Ciucci *et al.* 2009). Under the wolf protection status defined by the Habitat Directive (92/43/EEC), harvest quotas can be incorporated into national management plans, especially to deter major increases livestock depredations while ensuring positive demographic population trends. Consequently, the French Game and Wildlife Agency (ONCFS) evaluates each year a harvest quota based on the estimated growth rate and the number of packs (Chapron *et al.* 2003). Both estimates are assessed via capture-recapture (CR) analyses of genetic non-invasive data and via the number of territories held by a single wolf or a pack, i.e. presence during two consecutive winters confirmed by genetic evidence (Duchamp *et al.* 2012).

In this paper, we compared the current wolf management strategy in France with an alternative SDM framework accounting for the wolf social structure and for the Habitat Directive framework. We used Stochastic Dynamic Programming (SDP), one of the optimization algorithms of SDM, which is well suited for making time-recurrent and state-dependent decisions while coping with uncertainty inherent to biological systems (Marescot *et al.* in prep). We investigated the sensitivity of the optimal harvest strategy to three components of the decision making process: 1) the assumptions underlying wolf demographic models, 2) the management objectives, defined on population growth rate only or on both population growth rate and number

of packs 3) the different sources of uncertainty, related to sampling errors, variability in the environmental conditions, demographic stochasticity and in the ability of accurately implementing a management action.

## **Materials and methods**

### IMPLEMENTING STOCHASTIC DYNAMIC PROGRAMMING

#### *Defining the objectives*

In France, the wolf is strictly protected by national law and by the EU Habitat Directive 92/43/EEC (European Commission Environment, 1992). This protective status does not however preclude the issuance of selective derogations for lethal control, “in order to prevent serious damage, in particular to crops, livestock, forests, fisheries and water and other types of property” provided that there is “no satisfactory alternative and the derogation is not detrimental to the maintenance of the population in their natural range” (Article 16d of the Habitat Directive). Under the actual regulatory framework, the broad objective of wolf management in France is therefore to secure the numerical and spatial growth of the population without any zonal strategies while keeping the possibilities to shoot some individuals.

#### *Defining state variable from monitoring data*

Monitoring data provided an estimate of the states of the studied system, synthesized in a biological variable directly amenable to management decisions (Nichols et al 2006). Depending on the available data, we may consider one or several state variables. In our case study, we considered two cases. First, we assumed that managers sometimes need to make immediate decisions despite limited information they have at hand. Usually, this information lies in the number of individuals in packs which can be estimated through the winter tracking performed within wolf territories. Therefore, we defined  $N_p$  as the number of individuals holding a territory as a proxy to assess the population states. In order to cover a broad range of the population sizes, we chose  $N_p$  to vary from 0 to 400 individuals. In the second case, we considered a state variable accounting for the number of dispersers. Even though this stage cannot



be estimated directly after each annual survey, it can yet be approximated with a positive bias by subtracting the total population size obtained from the non-invasive CR modeling (Cubaynes et al. 2010) to the minimum number of individuals established in packs. We considered the number of dispersers  $Nd$  with values ranging between 0 and 100 individuals. Because wolf populations are usually composed of 5% to 20% of dispersers, with an average of 12% (Mech & Boitani 2003), we restricted the disperser variable  $Nd$  to a smaller range than the pack variable  $Np$ .

#### *Harvest rate as management actions*

In France, the annual harvest quotas, undertaken by the government, can target both individuals belonging to packs or dispersing individuals when damages on livestock are considered unacceptable. Removing individuals from established packs is more cost effective in time and labor than culling individuals from the colonization front that are rarely seen twice at the same location. Besides, the random depredation patterns of dispersers (Tompa 1983; Treves & Naughton-Treves, 2005; Bradley 2004) makes difficult planning management actions on this fraction of the population. Defense shooting can also be taken by shepherds catching out a wolf attacking a flock. Such removals can also occur on the colonization front after more than two attacks reported. First, we assessed the numerical response of the wolf population when harvest rate  $h$  selectively occurred on individuals living among structured packs. We also compared our results with a management case in which harvest would selectively occur on dispersers only.

#### *Demographic stochastic models*

We considered two demographic models to describe wolf population dynamics (Marescot et al. 2012), which were developed to correspond to the two ways of defining the state variables of our system (see above). The first model (4S) was convenient for managers in that it used solely the information on the number of individual in packs  $Np$ . We used a stage-structured Leslie matrix model organized in four stages: juveniles, dispersers, subordinates and alphas (see Model 1 in Marescot et al. 2012). Only the alpha individuals breed by producing a single litter of pups every year. Those pups later become juveniles which later either disperse or remain subordinates for one year (Mech and Boitani, 2003). After being dispersers for one year, we considered individuals to either establish a new pack or to emigrate from the

population. Subordinates consist of sexually mature individuals that have not dispersed yet and are inhibited from breeding by the alpha pair (Zimen, 1975). Assuming the population was at its asymptotic state, we determined the distribution of individuals in each stage by multiplying respectively  $Np$  by the stable proportion of juveniles, subordinates, alphas and dispersers estimated by the right eigenvector of the Leslie matrix.

In the second model (2S), we considered a pack-based model by distributing individuals whether living in packs or dispersers. In contrast with the first approach, this model does not implicitly discriminate social status of individuals within the pack and does not account for disperser emigration. Hence, we needed to convert fecundity rate  $f$ , from the number of pups per alpha to the number of pups by resident pack (the litter size divided by the pack size, a new parameter not defined in model 4S) (Table 1). To summarize, the two main differences of this model with model 4S is that all individuals in packs are not separated in juveniles, subordinates and alphas, and that the number of dispersers is not inferred from the stable stage assumption but instead entered as a state variable in the decision process. The last difference is that dispersers that failed settling a new pack remain dispersers whereas in model 4S they emigrate from the population.

We calibrated both models with demographic parameters estimated mostly from European populations when available to account for landscape and environmental specificity. We used a survival rate of 0.84 for all age classes included ([95% CI = 0.76–0.91]) that was estimated by CR methods for the French population (Marescot *et al.* 2011). Because of a lack of information conveyed by the non-invasive study of wolves in France, dispersal rate and pack establishment rate were taken from the North American literature (Mech & Boitani 2003; Fuller *et al.* 1989). In the Alps, wild habitats and distribution of large preys are less extended than in North America. Therefore packs are mainly composed of only 4 resident adults during the winter (Capitani *et al.* 2006; Duchamp *et al.* 2012, Marucco *et al.* 2010). Dispersal rate is dependent whether the population is still in a colonization phase or not. In North American populations, the dispersal rate usually ranges from 0.20 to 0.40 (Mech & Boitani 2003; Ballard *et al.* 1987; Gese & Mech 1991; Peterson *et al.* 1984). Recolonization dynamics tends to favor dispersal of young sexually mature individuals as well as a fast settlement of new packs. Kojola *et al.* (2006) found for the Finish expanding wolf population that 50% of individuals captured and radio-

worsen the conflicting interactions between carnivores and humans (Clarkson 1995; Haber 1996; Linnell *et al.* 2010). Many questions arise from the first difficulty, among others: When are threatened populations deemed to have recovered? Why are derogations for culling often the chosen management solution (Mech 1995)? What are the alternative management strategies to mitigate human-carnivore conflicts? The second difficulty raises more quantitative questions: How many individuals can be culled without jeopardizing the long-term viability of populations? Which individuals should be removed? When, where and how does ongoing harvest threaten the social stability of a population and prevent it from withstanding the pressure (Haber 1996)?

Addressing the first issue requires embracing the ecological, sociological, political and economical dimensions in which human-carnivores conflicts occur (Treves & Karanth 2003; Way *et al.* 2012) while the second issue can be addressed through mathematical approaches. In the present study, we address the latter issue and propose a decision-making framework to implement a control strategy of the population and assess its impact in large carnivore populations while preserving their viability.

Despite a wide range of non-lethal methods for mitigating conflicts with human activities (e.g. fences, guarding dogs, compensation for livestock depredations; Way *et al.* 2012), lethal methods often remain the preferred temporary solution for preventing specific individuals to cause troubles (Mech 1995, Linnell *et al.* 2010). Lethal solutions can sustain a better social acceptance among farmers, hunters and local people and paradoxically it may become a conservation strategy (Woodroffe *et al.* 2005; Mech 1995; Linnell *et al.* 2010). Social acceptability of lethal measures has been showed to depend on carnivore impacts, ranging for simple nuisance, economic loss, health and safety risks (e.g., Decker 2006), but also on the conditions in which these measures are implemented. Lethal control can range from no limits, where any individual can be harvested almost anywhere such as in Alaska (Haber 1996), to a zoning strategy dividing a whole area into different zones of total protection and other with active control (Linnell *et al.* 2005). In-between, we find a restricted control where only specific individuals are occasionally removed by employees of game and wildlife agencies (Treves & Naughton-Treves *et al.* 2005).

Evaluating and weighing the different management options can be performed by running Population Viability Analyses (PVA; Bessinger 2002) which return estimates of population extinction thresholds and minimum viable population sizes. PVA have

collared dispersed from their natal pack in less than 4 years. Regarding the establishment rate, the same pattern was observed, in expanding populations, in which 50% of individuals managed to find a mate and a new territory (Fritts & Mech 1981). Regarding the constant increase in new pack formations (Duchamp *et al.* 2012), we assumed these rates to exhibit such a high dispersal and pack establishment rate in France. The litter size is usually hard to document in the field apart from direct observations at rendez-vous sites or kinship analyses from molecular tracking. We used an average of 3 to 4 pups per litter depicted in Italy (De Beaufort 1987, Scandura 2005), in USA under disturbed environments (Person & Russel 2008) and Sweden (Liberg *et al.* 2005).

Both models followed an exponential growth depicted by a discrete-time Markov chain model and were found to reproduce well the patterns observed in empirical data (Marescot *et al.* 2012). We incorporated harvest rate  $h$  as a mortality event occurring before natural demographic processes. First, we calculated the number of individuals that survived from culling  $Np*(1-h)$ . Then, natural mortality, dispersion, pack establishment and reproduction occurred. We assumed an additive effect of human offtake on total mortality (Creel *et al.* 2010; Murray *et al.* 2010).

### *Utility definition*

Objectives should usually be formalized in a mathematical way, possibly with virtual or monetary values, using functions that depend on one or several decision variables and constraints (Williams *et al.* 2002). The decision variable must be a proxy of states and actions and the constraints must be perceived as rules and tradeoffs included in the objectives, forming altogether what is called the utility. The decision variable we used in our utility functions was the population growth rate and the number of packs. These decision variables are good indicators of the numerical and spatial growth of the population, two criteria that are required in the Habitat Directive presented in step 1. The utility constraints were a minimum ( $\lambda_{min}$ ) and maximum ( $\lambda_{max}$ ) growth rate that can be tolerated by the decision makers as well as the minimum threshold for the number of packs. We set the lower threshold  $\lambda_{min}$  to 1 standing for non-declining populations in agreement with the Habitat Directive. The upper threshold of growth rate  $\lambda_{max}$  was set to 1.15 based on the actual average yearly rate of increase observed in the French population. Another component of the

Habitat Directive is to warrant that management actions should not impede the recovery process. Therefore, we set the minimum number of packs at 20, which is the estimated current number of wolf packs in France (MEEDAT-MAP 2008). Based on these constraints, we investigated the optimal harvest strategies under different utility functions.

First we developed a quadratic utility function based on population growth rate only. It increased to an optimum  $\lambda^*$  and decreased symmetrically beyond it. Null values were attributed to populations with  $\lambda < \lambda_{min}$  or  $\lambda > \lambda_{max}$  (Fig. 1). The quadratic utility function U1 was defined as :

$$U1 = \begin{cases} a * (\lambda - (\lambda_{min})) * (\lambda - (\lambda_{max})) & \text{if } (\lambda_{min} \leq \lambda \leq \lambda_{max}) \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

where  $a$  was the quadratic coefficient constraining the utility values to range from 0 to 1.

Second, we used the same utility as above except that a minimum number of packs was required (U2). This was formalized as:

$$U2 = \begin{cases} a * (\lambda - (\lambda_{min})) * (\lambda - (\lambda_{max})) & \text{if } (\lambda_{min} \leq \lambda \leq \lambda_{max} \text{ and } Npack > pack_{min}) \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

where  $Npack$  is the number of packs after each management action has been taken and  $pack_{min}$  is the minimum number of packs required. Decision sensibility analyses in the following sections are based on this U2 function. Results of the effects of any parameter variation (whether in the utility function or in the demographic model) are compared with the ones obtained with U2,  $a=-178$ ,  $\lambda_{min}=1$ ,  $\lambda_{max}=1.15$ , given an optimum of  $\lambda^*=1.075$  and  $pack_{min}=20$  (Table 2 and Fig. 1b). We referred to it as the reference utility, i.e. U2 with parameters based on the objectives defined in step 1.

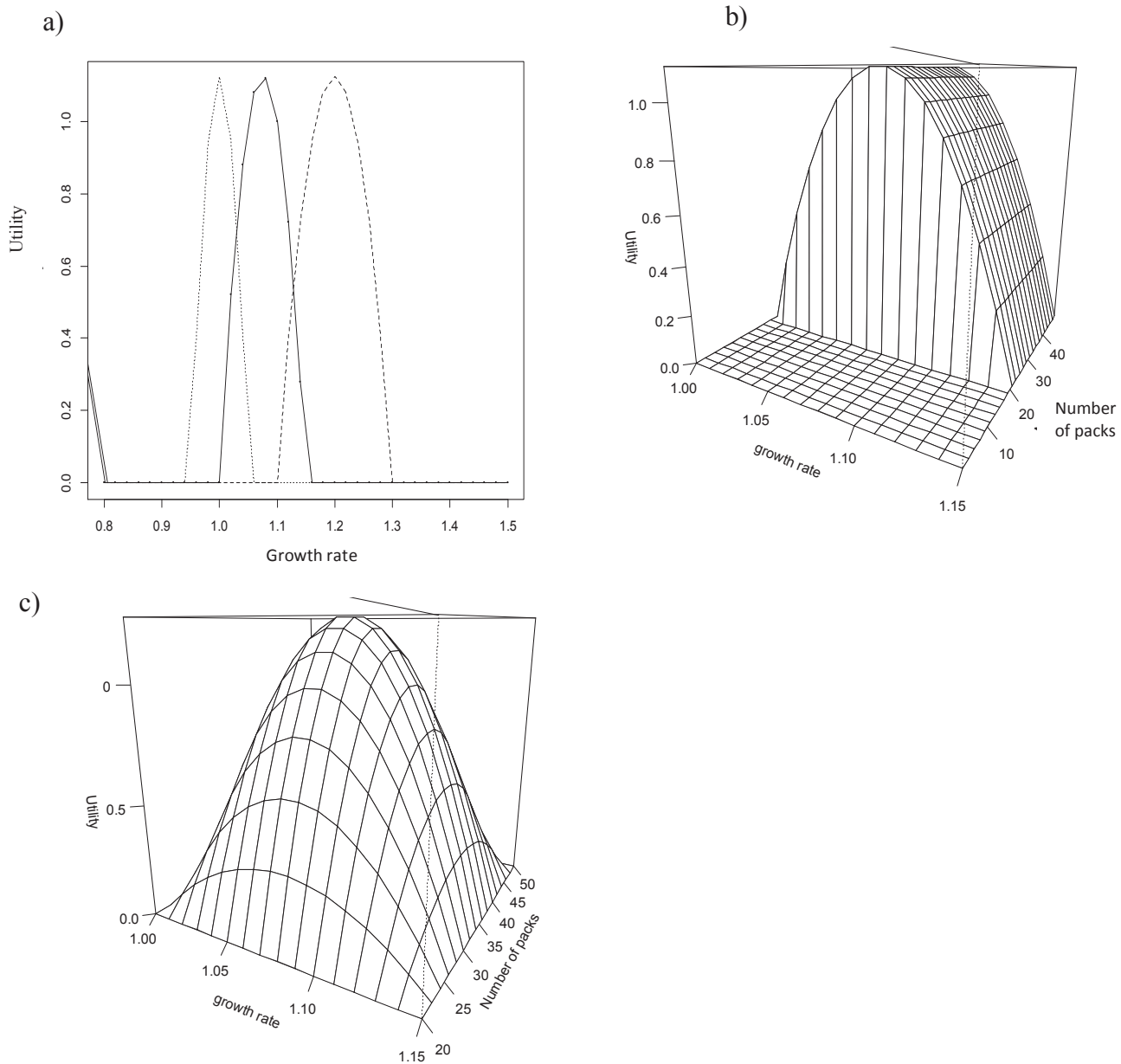
We considered a third utility (U3) by adding a constraint on the maximum number of packs to U2. As a consequence, this utility function had an optimum value for a given growth rate and a given number of packs (Fig 1c). U3 was formalized as:

$$U3 = \begin{cases} a * (\lambda - (\lambda_{min})) * (\lambda - (\lambda_{max})) * (Npack - pack_{min}) * (pack_{max} - Npack) & \text{if } (\lambda_{min} \leq \lambda \leq \lambda_{max} \text{ and } pack_{min} \leq Npack \leq pack_{max}) \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

We arbitrarily chose  $pack_{max}$  to be 50 packs for exploratory purposes (Fig 1c and Table 1).

### *Optimization*

We used stochastic dynamic programming (SDP) to solve our management question consisting to let the wolf population to grow ( $\lambda > 1$ ) while allowing to cull some individuals when, for instance, depredation hotspots appear. This optimization method provides the exact optimal solution to complex stochastic, dynamic and non-linear problems (Williams *et al.* 2002; see Marescot *et al.* in prep. for a primer). SDP works by decomposing a given problem into several sub-problems with intermediate states and strategies, and is based on the optimality principle stating that “whatever the initial state and decision are, the remaining decisions must constitute an optimal policy with regards to the state resulting from the first decision” (Bellman 1957). We aimed at determining for any number of individuals in packs ( $N_p$  only in model 4S) and for any population structure ( $N_p$  and  $N_d$  in model 2S), the optimal harvest rate  $h^*$  for individual in packs. We used Bellman’s equation that maximizes the immediate benefits of taking an action represented by the utility and the long-term benefits of having taken this action. Finally, we validated our results by applying over 100 years the optimal policy to different simulated wolf populations.



**Figure 1:** Possible shapes of the Utility as a function of population growth rate and number of packs. a) Utility function  $U_1$  depending only on growth rate. The solid line stands for the scenario with a maximum at  $\lambda^*=1.075$  obtained with  $\lambda_{\min}=1$  and  $\lambda_{\max}=1.15$ , the dotted line has a maximum at  $\lambda^*=1$  obtained with  $\lambda_{\min}=0.95$  and  $\lambda_{\max}=1.05$ . The dashed line has a maximum at  $\lambda^*=1.20$  obtained with  $\lambda_{\min}=1.10$  and  $\lambda_{\max}=1.30$ . b) Utility function  $U_2$  based on the population growth rate with a constraint on a minimum the number of packs c) Utility function  $U_3$  adding a supplemental constraint on the minimum and maximum pack number. The maximum is reach at  $\lambda=1.075$  and  $N_{\text{pack}} = 35$ .

## SEARCHING FOR OPTIMAL STRATEGY WHILE COPING WITH UNCERTAINTY

### *Sampling uncertainty and environmental stochasticity*

Parametric uncertainty reflected the partial and heterogeneous detection of individuals in the population that can lead to biased estimates of population size if not accounted for (Cubaynes *et al.* 2010). This individual heterogeneity in recapture rates can be associated to variability in the spatial and temporal sampling effort but also emerges from genotyping error or simply from the species biology, like the wolf dominance hierarchy for those scat deposit that hinders a homogeneous detection of individuals (Cubaynes *et al.* 2010). To account for parameter uncertainty, all demographic parameters were drawn under different frequency distributions. Survival is assumed to be normally distributed and bounded between 0 and 1 with a mean of  $\phi=0.839$  and a standard deviation (SD) of 0.035 (Marescot *et al.* 2011, see step 2). The litter size uniformly ranged from 3 to 6, as well as pack size. We assumed dispersal to be normally distributed with mean  $p_{di}=0.4$  and  $SD=0.035$ , while pack establishment was assumed to be normally distributed with mean  $p_{es}=0.6$  and  $SD=0.035$ . Parametric uncertainty and environmental stochasticity was incorporated in the model by running 5000 Monte Carlo simulations (Table 2).

### *Demographic stochasticity*

We assessed whether the optimal policy was robust to the demographic stochasticity (i.e. the random outcomes of demographic events), reflecting the variability in survival and reproduction among individuals, which is likely to occur in small populations (Lande 1993). The incorporation of demographic stochasticity required the deconstruction of the projection matrix by modeling demographic processes separately. For the survival process, we respectively drew the number of dispersers and individuals living in packs that survived from a binomial distribution of parameters  $Np$  and  $Nd$  and the mean survival probability  $\phi$ . Individuals remaining dispersers were drawn from a binomial distribution with parameters the surviving dispersers and the probability of not establishing a pack ( $1-p_{es}$ ) (Table 1). Individuals having dispersed were drawn from a binomial distribution with parameters the number of non-alpha, and the probability of dispersing. The number of survivors that



stayed in their pack, deduced by subtracting the number of individuals that dispersed to the surviving individuals in pack, and the number of dispersers that settled in new packs, obtained by subtracting the number of dispersers that remained dispersers to the number of dispersers that survived (Table 1).

Table 1: Pseudo codes to describe the structure of demographic model 2S  
*Bin* stands for the Binomial distribution, *Pois* for the Poisson distribution,  $p_{size}$  is the number of individuals in pack (a parameter not present in model 4S).

Frequency distribution or equation	
Survival resident wolf	$Pack\_surv \sim Bin(N_p(t), \varphi(t))$
Survival dispersers	$Disp\_surv \sim Bin(N_d(t), \varphi(t))$
Remain dispersers	$Disp\_to\_disp \sim Bin(disp\_surv, (1-p_{es}(t)))$
Pack size	$p_{size} \sim Pois(4)+2$ (so the mean is 6 as observed empirically)
Alpha proportion	$alphaprop = (p_{size} - 2)/p_{size}(t)$
Number of non-breeding individuals	$pack\_notalpha \sim Bin(pack\_surv, alphaprop)$
Become a disperser	$pack\_to\_disp \sim Bin(pack\_notalpha, p_{di}(t))$
Renewal of the disperser pool	$N_d(t+1) = disp\_to\_disp + pack\_to\_disp$
Number of newborns	$pack\_pop = (pack\_surv - pack\_2\_disp) + (disp\_surv - disp\_2\_disp)$ $newborns \sim Pois(nextpack\_pop * f(t))$
Renewal of the pack pool	$N_p(t+1) = nextpack\_pop + newborns$

Finally, we included demographic stochasticity in the recruitment process by drawing pups of the year from a Poisson distribution with parameter the number of individuals in pack times the fecundity rate. For structural reasons in the 4 stage model, this source of uncertainty was considered only on the two-stage model.

#### *Control uncertainty*

We accounted for the inability of managers to actually fulfill an action initially planned (Conroy *et al.* 2008; Bischof *et al.* 2012). Annual harvest quotas may not always be reached because of the difficulty to detect and remove individuals. To

include uncertainty in the number of individual harvested (hereafter called “control uncertainty”), we sampled the number of individual in packs from a binomial distribution with parameters  $Np$  and the probability  $(1-h)$  and before any demographic process occurred. For structural reasons in the 4 stage model, this source of uncertainty was considered only on the two-stage model.

## SENSITIVITY ANALYSIS

We ran SDP simulations using utility U2 with different values of the optimum  $\lambda^*$  by changing  $\lambda_{min}$ , and  $\lambda_{max}$  and we assessed the sensitivity of the optimal harvest policy to variations of the utility constraints (See Table 2 and Fig. 1a). We also investigated how the optimal policy would change if the minimum pack threshold was set to 40 packs (Table 2). Finally, we focused on the sensitivity of the optimal control strategy to variations in the mean survival rate by decreasing it by 10% (from  $\phi=0.85$  to  $\phi=0.75$ ). We also considered a scenario in which survival rates of dominant alpha is higher than other individuals (Table 2) based on the preliminary results of Cubaynes et al. (2010). Using a CR mixture model fitted to the wolf genetic data, the authors estimated two different survival rates of individuals in two latent detectability classes. Hence, we set the alpha survival rate equal to the survival estimate in the highly detectable class  $\phi_a=0.9$  (SD 0.1) (see Cubaynes et al. 2010). We assigned to any other individuals (juvenile, subordinate or disperser) the survival rate estimated in the low detectability class ( $\phi_{na}=0.75$  (SD 0.1)). The authors suspected individuals in the high detectability class to be dominant individuals, since their territory marking behavior made them more likely to be detected than the others (Cubaynes et al. 2010). Finally, we were also interested by the changes in the optimal strategy whether dispersers emigrate or not from the focal population.

**Table 2:** Synthesis of the simulations ran to determine the optimal harvest rates for wolf populations under different scenarii regarding the demographic model, parameter inputs, type of uncertainty included (parametric uncertainty PU, environmental and demographic stochasticity or control uncertainty).

	<b>Model 4S</b>	<b>Model 2S</b>	
<b>Uncertainty</b>	PU + Environmental	PU + Environmental	PU + Environmental + Demographic + Control
<b>Constant survival rate</b>			
$\phi$ (Marescot et al.2011)	$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$ or $\phi \sim N(0.75,0.035^2)$	$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$ $\phi \sim N(0.75,0.035^2)$	$\phi \sim N(0.84,0.035^2)$
<b>Survival rate depending on social status</b>			
Alpha survival rate and non alphas $\phi_{na}$ (Cubaynes et al. 2010)	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$	$\phi_a \sim N(0.9,0.1^2)$ $\phi_{na} \sim N(0.75,0.1^2)$
Dispersal rate	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$	$p_{di} \sim N(0.4,0.1^2)$
Establishment rate	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$ ou	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$ ou	$p_{es} \sim N(0.6,0.1^2)$
Pack size	-	$p_{size} \sim P(4)+2$	$p_{size} \sim P(4)+2$
Litter size	U(3,6)	U(3,6)	U(3,6)
<b>Utility functions</b>			
U1	$a=-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$	$a=-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$	
U2	$a = - [178;100 ;400]$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$	$a =-[178 ;100 ;400]$ $\lambda^*=[1, 1.075,1.20]$ $\lambda_{min}=[0.95, 1,1.10]$ $\lambda_{max}=[1.05, 1.15,1.30]$ $M_{min}=[20, 40]$	$a = - [178 ;100 ;400]$ $\lambda^*=[1, 1.075,1.20]$ $\lambda_{min}=[0.95, 1,1.10]$ $\lambda_{max}=[1.05, 1.15,1.30]$ $M_{min}=20$
U3	$a =-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$ $M_{max}=50$	$a =-178$ $\lambda^*=1.075$ $\lambda_{min}=1$ and $\lambda_{max}=1.15$ $M_{min}=20$ $M_{max}=50$	

## Results

### WHAT IS THE STRATEGY TO REACH A GIVEN WOLF MANAGEMENT GOAL ?

In order to maintain a minimum number of 20 packs and a population growth rate between 1 and 1.15 we found that, whatever the demographic model, it was not recommended to implement any harvest for a population smaller than 96 individuals living in packs and 15 dispersers (Fig 2 & 3b). According to the model 4S, we found that for a population larger than 110 resident individuals (living within packs), the optimal harvest rate was state independent and equal to 20% of individuals in pack, whereas with model 2S for an equivalent population at stable stage distribution and when emigration of dispersers was accounting for, the optimal harvest was 23% of individuals in pack (see black line in appendix A). With model 2S and for populations not necessarily at the stable stage distribution and without emigration of disperser, the optimal policy was to cull on average 38% out of the 110 individuals living among packs (Fig. 3b). However, such optimal harvest was ranging from 20% to 47% of the territorial wolves, depending on the number of dispersers.

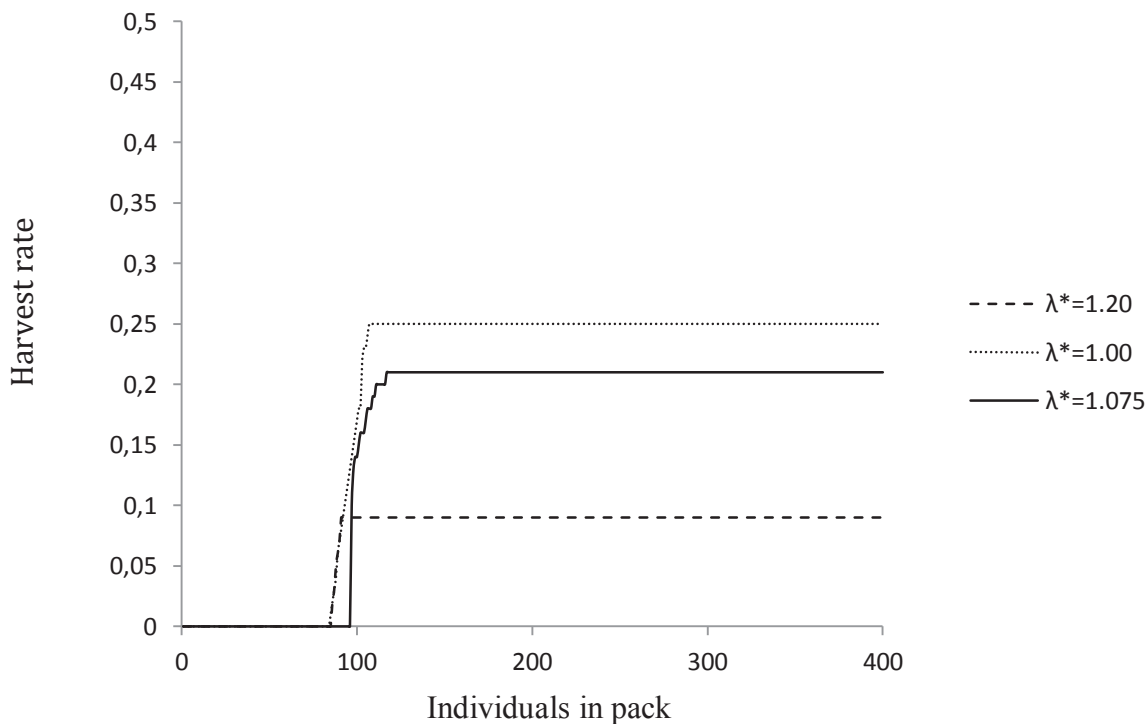
### SENSITIVITY OF OPTIMAL POLICY TO A CHANGE IN UTILITY

We did not find relevant testing sensitivity of the optimal policy to a change in utility U1 since such optimization can be solved analytically in deterministic framework. We give the results obtained when using both two-stage (2S) and four-stage (4S) models accounting for parameter uncertainties and with utility function U2. SDP becomes relevant when composite goals with multiple constraints are accounted for. We based our sensitivity analysis on the minimum number of packs to achieve and on growth rate, stated on the utility function U2. We noticed that for any utility function, when several optimal solutions were obtained the algorithm held the action standing for the lower harvest rate.

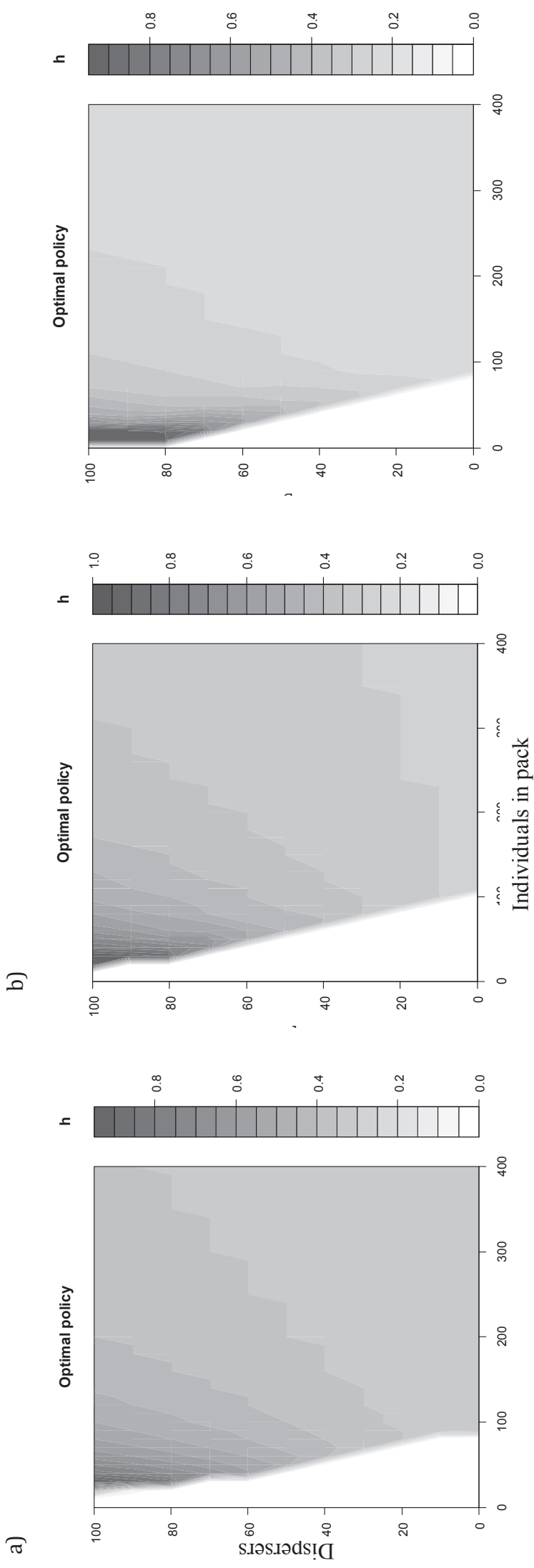
#### *Sensitivity to utility constraint on the population growth rate*

The optimal policy was quite sensitive to optimum shift. With model 4S, when the management goal was to keep the population size as stable (growth rate of  $\lambda^* = 1.00$ ) while maintaining at least 20 packs, the optimal harvest policy recommended a

maximum harvest rate of 25%, such harvest reached once 117 wolves are established in packs. If the aim instead was to keep a strong population growth rate with  $\lambda^* = 1.20$ , the maximum harvest rate fell down to 10% once 100 individuals are living in packs (Fig. 2). When using model 2S and if the objective was to keep the population stable (growth rate of  $\lambda^* = 1.00$ ), the maximum harvest rate, averaged over the possible number of dispersers was 41% and was reached at 90 resident wolves (Fig. 3.a). If the objective was to keep a strong population growth rate with  $\lambda^* = 1.20$ , the maximum harvest rate, averaged over the possible number of dispersers was 25% and was reached at 110 individuals living among packs (Fig. 3.c). In general, results obtained with the simpler model 2S returned optimal policies with larger harvest rates than with model 4S. However, the optimal harvest rate was decreasing or increasing by the same percentage in both models when the objectives were more or less conservative.



**Figure 2:** Optimal policy sensitivity to utility maximum  $\lambda^*$  in the stochastic 4 stage model.  $\lambda^* = 1$  (dotted line),  $\lambda^* = 1.075$  (continuous line for the reference utility),  $\lambda^* = 1.20$  (dashed line). These results were obtained with the utility U2 of Fig 1.b but see Fig 1a for more details on the change of the optimum in the utility function.

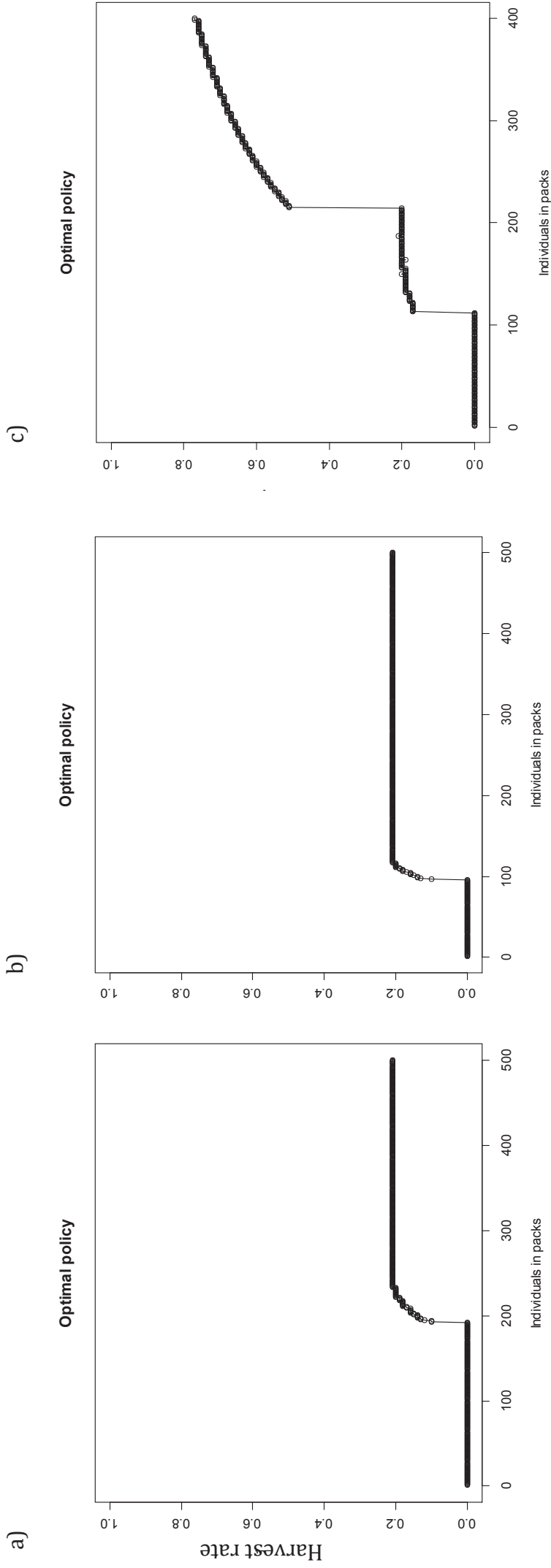


**Figure 3:** Optimal policy sensitivity to utility maximum  $\lambda^*$  in the stochastic 2 stage model. The grey panel represents the optimal harvest rate  $h$  given the number of individual in packs and the number of dispersers. a)  $\lambda^* = 0.985$  b)  $\lambda^* = 1.075$  for the reference utility c)  $\lambda^* = 1.20$ . These results were obtained with the utility U2 of Fig 1.b but see Fig 1a for more details on the change of optimum in the utility function.

### *Sensitivity to utility constraint on the number of packs*

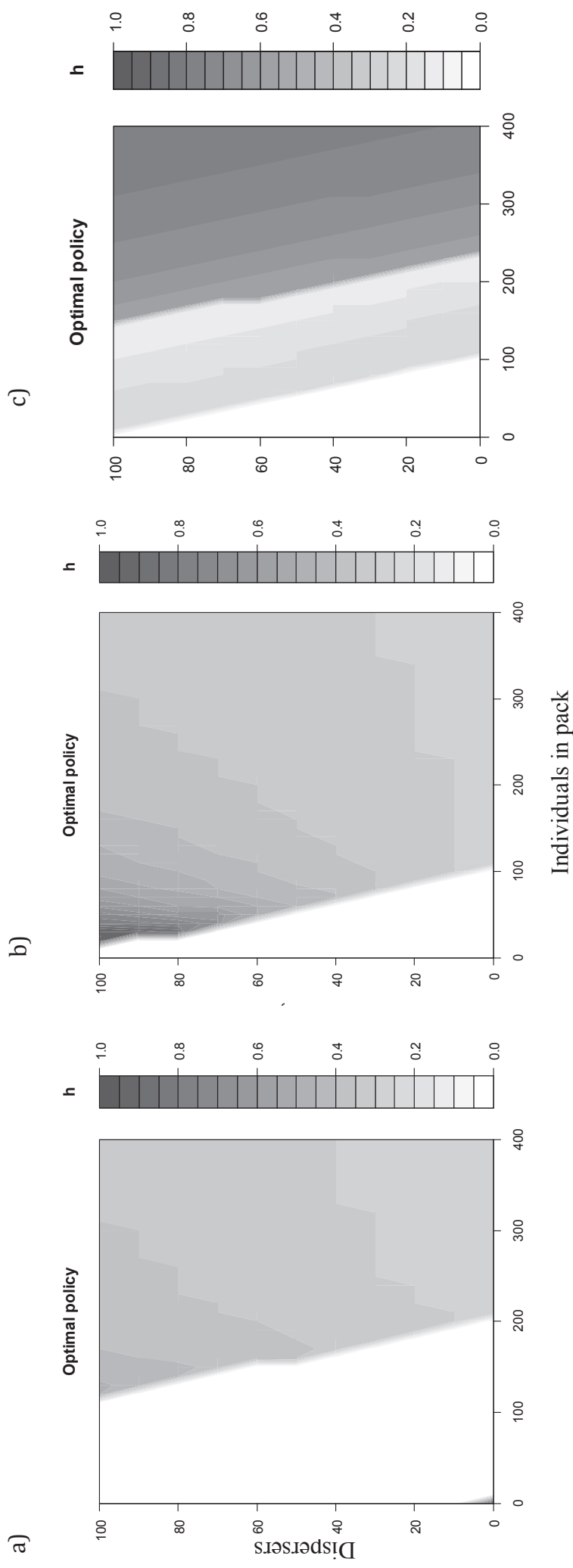
Regarding the sensitivity of the optimal policy to the number of packs, our results obtained with model 4S showed that if the objective was to keep a minimum number of 40 packs, the maximum harvest rate was still 20 % of the resident wolf population but only for populations larger than 234 individuals (instead 117 individuals as it was the case in the reference utility with a minimum of 20 packs). Under this scenario, the threshold under which it was recommended to not harvest was 192 individuals in packs (Fig. 4.a) compared to 95 individuals in packs with the reference utility (Fig. 4.b). When we used utility U3 with a maximum threshold on the number of packs, the optimal policy was not harvesting until the population numbered at least 113 individuals in packs, and from this value to 214 individuals in packs the optimal policy was to remove from 17% to 20% of individuals in packs. Above 214 individuals, the optimal harvest rate increased up to 70% (Fig. 4.c).

With model 2S, when we changed the utility constraints to a minimum number of 40 packs, we found that for any number of dispersers, the threshold of the number of individuals in packs under which the optimal policy recommended to not harvest was much lower than in the results obtained with the reference utility. For instance, in a population of 20 dispersers, the optimal policy would be to start harvesting beyond 200 individuals whereas with an objective of a minimum of 20 packs, harvest could already start beyond 90 individuals (Figs. 5a & 5.b). When an upper limit was also added on the maximum number of packs (U3), we found similar patterns to model 4S. From 110 to 240 individuals in packs the optimal policy varied from 0.10% to 0.25% depending on the number of dispersers, and beyond 240 individuals in packs the optimal harvest rate ranged from 0.55% to 0.75% (Fig. 5.c).



**Figure 4:** Optimal policy sensibility to the number of packs in the stochastic 4 stage model. The grey panel represents the optimal harvest rate  $h$  given the number of individual in packs and the number of dispersers. a) Utility with a minimum of 40 packs b) reference utility with a minimum of 20 packs (See Fig 1c). c) Utility with a minimum of 20 packs and a maximum of 50 packs (See Fig 1d).





**Figure 5:** Optimal policy sensibility to the number of packs in the stochastic 2 stage model. The grey panel represents the optimal harvest rate  $h$  given the number of individual in packs and the number of dispersers. a) Utility with a minimum of 40 packs b) reference utility with a minimum of 20 packs (See Fig 1b). c) Utility with a minimum of 20 packs and a maximum of 50 packs (See Fig 1c).

## DIVERSITY OF PATTERNS IN THE OPTIMAL POLICY

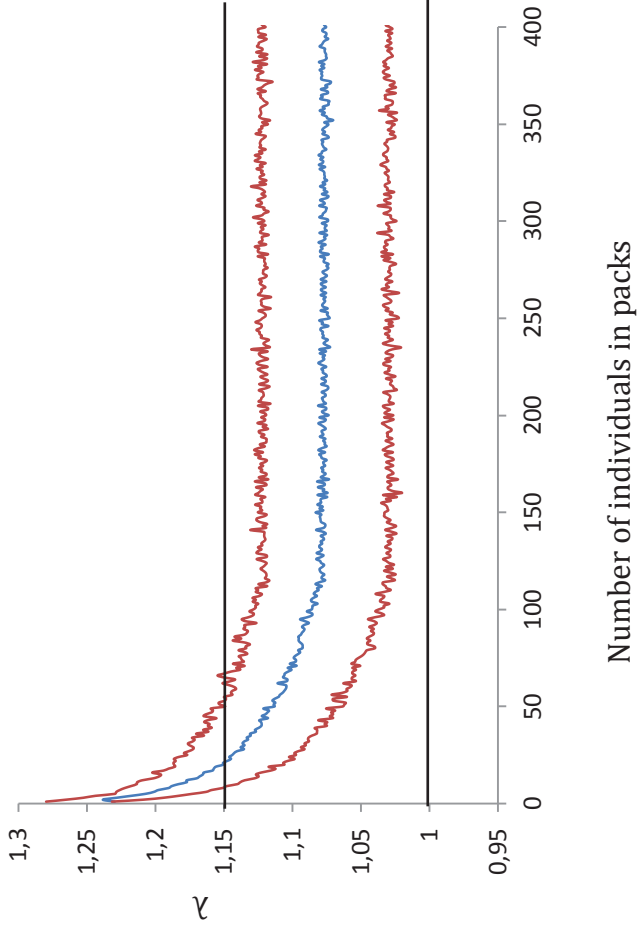
Overall, we found that optimal policy was quite sensitive not only to the objective, but also to the uncertainty accounted for, to the model assumptions and the parameters used for their calibration. When demographic and control uncertainty were added in model 2S, the model showed in general smaller optimal harvest rates than when only parametric uncertainty and environmental stochasticity was accounted for (Appendix B). The optimal policy was also very sensitive to changes in survival rate. A decrease of only 10% of the survival rate (from 0.84 to 0.75, see Appendix C) in model 4S led to a 45 % decrease in the maximum optimal harvest rate. In model 2S, optimal harvest rates were on average 80 times lower when survival rate was at 0.75 (Appendix C). When accounting for a survival rate depending on the dominance status we did not find any prominent change of the optimal policy in model 4S. On the contrary, in model 2S, the optimal harvest rate greatly decreased when alpha survival rate was different from other individuals (Appendix D). When emigration was accounted in model 2S, optimal harvest rates changed of patterns and greatly decreased for small population size (Appendix C).

## ACHIEVING MANAGEMENT GOAL OVER TIME

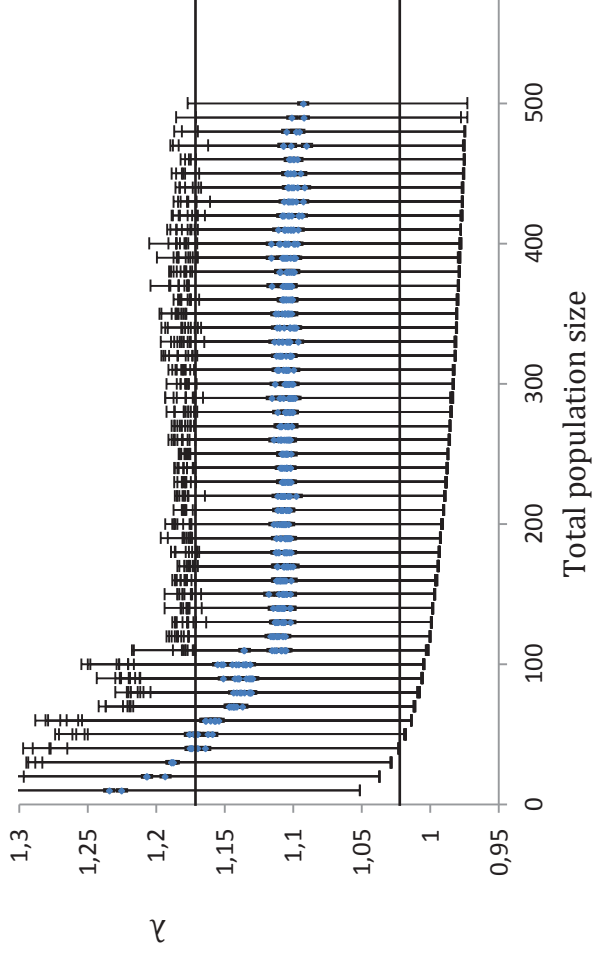
All demographic and utility scenarios ran in both models showed that the mean population growth rate calculated over time or at least their confidence intervals were within the utility threshold and responded correctly to the objective (Fig. 6). Recalling the expected and desired growth rate was 1.075 in utility U2 with only a limit on a minimum of 20 packs, we found in both models the mean population growth rate was equal to the optimum of 1.075 beyond 96 individuals in pack. However, the mean growth rate and its confidence interval were higher than the maximum utility thresholds for population under 96 individuals that was the threshold at which it was recommended not to harvest to keep a minimum of 20 packs (Fig. 6). The objective based on growth rate was here offset by the objective on the minimum number of

packs. On the contrary, in the two-stage model, we found that for any initial population size, the upper and lower 95% confidence values of growth rates were within the utility thresholds (Fig. 6). For each study, we presented a fictive example to illustrate how population size changed over 20 years whether culling individuals in pack was allowed or not (Appendices E & F).

a)



b)



**Figure 6:** Representation of the mean population growth rates with their 95% confidence interval obtained after applying the optimal policy over the time necessary to reach the limits of the state space presented. a) as a function of initial population size in the two stochastic stage model b) as a function of the number of individual in packs in the stochastic 4 stage model. The black bars on graph a) represents the confidence intervals of the mean population growth rate. On graph b) we chose to represent the 95% confidence value of growth rate by a red line since in this model the state variable increment is ever one individual in packs whereas in the 2 stage model we explored every 10 individuals for dimensionality reasons. The black horizontal lines show the minimum and maximum utility threshold on population growth rate.

## Discussion

### ACCOUNTING OR NOT FOR THE NUMBER OF DISPERSERS

#### *Structural difference between the two models and management implications*

We found similar recommendations when dynamic programming was implemented with either model 4S or model 2S accounting for emigration, that is to harvest about 20% of individuals in pack when there were more than 96 of them (Fig. 2 and Appendix A). The assumption of the population being at its asymptotic state constrained the 4-stage model to have a specific structure with always the same proportions of alphas, subordinates, juveniles and dispersers (Marescot *et al.* 2012). As a consequence, the model assumes no long-term effects of harvest on the social structure of the population. On the contrary, model 2S accounted for changes in population structure, but in a way that may be biologically unrealistic. We assumed the possibility for populations to have higher or lower number of dispersers than the one for populations at stable stage strategy. Such structures have already been found in more or less exploited populations (legally or not) (Hayes *et al.* 1991; Bessa-Gomez 2003; Blanco & Cortès 2007). A high, non-selective, harvest pressure, can threaten the social organization of a wolf population which may become less territorial by releasing intra-specific competition. Such harvest effect can show different outcomes on pack structure and group size, it can either increase the distribution of transients and dispersers, or increase the number of merging groups or of adoptions in packs, but overall it favors individuals, which are usually not involved in the hunt or in the breeding, to take such social roles (Haber 1996). On the other hand, a harvest targeted within pack territories is likely to create pack splitting and increase natural mortality rate of the remaining members of the pack (Brainerd *et al.* 2008). Targeting harvest on disperser remains the culling strategy less likely to disturb the social structure and hence the overall dynamics (Haber 1996). Even though we did not make any assumption of pack dismantlement, pack merging or any other social behavior response to harvest, model 2S accounted at least for the numerical response to harvest in the population structure. Depending on population structure, we found a broader range of optimal solutions in model 2S than in model 4S. We also noticed that optimal policy in model 2S was much more sensitive to

survival rate depending on individuals dominance status than model 4S. This result underscores the importance of making management decisions while accounting for the social status of individuals and their associated vital rates.

In general, the recommendation when using model 2S, without assuming emigration, was to go for high harvest rates for population structure with few individuals in packs and many dispersers, probably in order to have a more balanced proportion of dispersers compared to individuals in pack. Given the high probability for dispersers, which never emigrate from the population, to establish in packs at one point and hence become future breeders, small populations with many dispersers led to population growth rates outreaching the maximum threshold of the reference utility. When assuming dispersers leave the population if they do not become alpha within a year, we found the opposite trend. For a given number of territorial wolves, we found that the more dispersers the population contained, the lower the optimal harvest rate was. For a given number of dispersers, the more individuals in pack, the higher optimal harvest rate was (Appendix A). Given that harvest is the first mortality process occurring among territorial wolves, the higher harvest pressure was, the fewer the proportion of individuals in packs remained to disperse and offset the loss from emigration in the next year. So, the more population contained dispersers the more individuals will emigrate and the fewer individuals in packs should be shot in order to maintain positive growth rate (Appendix A). Transposing the optimal harvest rate to the optimal number of quotas, we noticed the absolute number of quotas was a little lower when assuming emigration, but overall the optimal policy pattern was the same whether emigration was accounted or not: the more individuals in packs, the more individual could be shot.

Model 2S also allowed exploring the possibility of harvesting dispersers only (Appendix G.b). We found on average higher optimal percentage of dispersers to be removed when culling was targeted on territorial wolves, whereas we did not find any difference in the optimal policy when harvest occurred randomly over the population range than when it was targeted on individuals in pack (Appendix G.a). For a given number of individuals living in pack, the proportion of dispersers that could be shot was proportional to the number available. For a given number of dispersers, the more we have resident wolves, the more dispersers could be shot, up to a threshold whatever the number of territorial wolves. In sum, model 2S brought another insight for decision makers by showing different optimal quotas targeted on individuals in

pack or targeted on dispersers, depending on the social structure. This model recommended an optimal policy in general higher than in model 2S, but which could also lead to more conservative strategy if demographic parameters changed. This demonstrates that accounting for the wolf social structure would give the opportunity for decision makers to take bolder decisions. On the other hand, SDP ran under model 4S seems to be more relevant for the decision making process while staying cautious given the number of dispersers is hardly available from the monitoring. Hence, the focus can be put on monitoring and management control on the stabilized zone of presence on which good knowledge is currently available.

#### *Uncertainty in the two models*

The optimal policy obtained under 4S model was more robust than under 2S model to parameter uncertainty. As shown in previous studies (e.g., Runge *et al.* 2002), we found almost no effects of uncertainty in the resulting optimal solutions when using model 4S. A possible explanation is that under parametric uncertainty, the risk a population reached an absorbing state of 0 individual is negligible as some dispersers may always remain within the population, even if 100% of the territorial wolves are harvested. However, optimal policies resulting from model 2S were relatively more sensitive to parametric uncertainty and environmental stochasticity. Furthermore, when we added demographic stochasticity in model 2S, some management actions combined with uncertainty effects could lead to the absorbing state ( $Np + Nd = 0$ ), hence having a negative impact on the long-term objective (Runge *et al.* 2002).

We concluded that assuming an asymptotic state could slightly buffer the sensitivity of the optimal policy to parameter estimates and uncertainty. Otherwise, for a population at stable stage, the two models were quite similar and especially when they both assumed that dispersers failing to establish a pack leave the population. Whatever the model used, we emphasize that both models responded to management objectives when optimal policy was run over time (Fig. 6). While it was important to account for the social structure of wolf populations, the objective of maintaining long-term population growth could be fulfilled whether information on dispersers was known or not from field data.

## DEMOGRAPHIC INTERPRETATION

### *Effects of utility on the optimal policy*

Optimal harvest rate was almost never higher than 30%. Given that our reference objective was to prevent populations decline, we found a range of optimal harvest that was in agreement with Fuller *et al.* (1989) conclusion that mortality rate of 0.35 could be the threshold value for declining versus growing wolf populations. Regarding our model sensitivity to the utility function, we found that the more the objective was based on high population growth rate, the more conservative the optimal harvest policy was. Utility constraint on the minimum number of packs was essentially affecting the minimum population size at which it was recommended not harvesting at all.

### *Effects of demographic parameter on optimal harvest policy*

We explored the sensitivity of the optimal harvest policy to changes in the demographic parameters. Not surprisingly, we found that a decrease in survival would lead to more conservative harvest policies. The recommendation was to not harvest at all when survival was under 0.7, no matter the total population size and structure. In other words, if more than 30% of individuals would die from natural causes and poaching combined, legal hunting should be stopped given the objective of maintaining long-term wolf population growth. Bull *et al.* (2009) found similar results by simulating the risk of functional extinction of wolves in Norway while accounting for legal culls and unauthorized mortality. The high sensitivity of optimal policies to mortality rates stresses the need to get robust estimates of survival rates. For example, Liberg *et al.* (2011) found that half of the mortality of the Scandinavian wolf population was due to poaching and that two thirds of poaching remained undetected by conventional methods. A large part of the mortality may remain cryptic (Liberg *et al.* 2011) but this also needs to be balanced with the incorporation of robust estimate of detection probabilities. Non-invasive genetic CR models are one of the best frameworks to acquire survival estimates while accounting for detectability less than one, with confidence limits. This framework can target large sample sizes over large scales corresponding to the wolf biology (Cubaynes *et al.* 2010, Marescot *et al.* 2011) although cost effectiveness and the ability to determine and age and social status are usually missing. The inability to quantify poaching would force managers to



conservatively assume low survival rates and furthermore, levels of poaching as high as those in Scandinavia would preclude high legal harvest rates.

## LIMITS AND PERSPECTIVES

### *Harvest impacts on social structure*

While the consequences of culling generally focus on numerical responses, little attention has been paid on the impacts of harvest on social stability of the population (Stephens *et al.* 2002). In this study we provided a modelling framework for wolf management in France, given the available data and the feasible management actions. Accounting for the wolf social behaviour is essential, and efforts should be made to target actions on particular social stages to fulfil objectives (Haber 1996). Several studies have shown that when an entire pack or several wolves were randomly removed from a territory, this area was recolonized by a new pack in less than one year (Bjorgue and Gunson 1985; Bradeley 2004). Bull *et al.* (2009) advocated an adaptive harvest policy targeted only at dispersing animals, and highlighted the negative effects of harvesting random individuals on the social stability of packs. Different population responses were observed when an alpha was removed, it could either be replaced by a relative, or by an adopted individual, or the pack could collapse (Haber 1996, Gehring *et al.* 2003, Brainerd, 2008). If a subordinate is removed, isolated individuals are more easily accepted within a pack to establish again the gregarious stability of a pack (Rutledge *et al.* 2009). Our approach would allow running a SDP algorithm integrating all of these components with harvest strategies simultaneously targeted toward dispersers, subordinates and/or alphas.

### *Reducing structural uncertainty*

A relevant approach for choosing which of the two models predicts better the management outcome and achieve the objective at best, would be the sequential optimization of the two models consisting in evaluating the predictive power of the model once applied a decision rule and further adjusting the strategy. This so-called adaptive management (AM) framework would reduce the structural uncertainty of the SDP models resulting from our lack of knowledge about different processes driving the population dynamics, especially regarding the assumption of stable stage strategy

(Williams *et al.* 2002). For example, a limit of our models was the assumption of a population exponential growth. Patterson and Murray (2008) made a recent critic of a wolf management study (Theberge *et al.* 2006) that overestimated the population extinction risk by wrongly assuming the population was at an exponential growth. It would be relevant to include density-dependence effects by making population growth rate decreasing while increasing population size and to explore which model performs the best in predicting population response to harvest. Runge *et al.* (2002) found that ignoring density dependence may lead to restrictions in optimal harvest rates. Implementing AM would be a relevant approach to evaluate management harvest strategy for the wolf in France, under different model assumptions, such as negative (Miller *et al.* 2002) or positive density dependence (Courchamp *et al.* 2008 for Allee effects).

#### *Importance of formalizing clear objectives*

It is worth mentioning that even though Structured Decision Making is recognized to be the normative approach for solving conservation issues, one plausible reason of its limited application is that many management plans fail to state clear objectives (Runge *et al.* 2011, Allen and Gunderson 2011). In such situations, it is essential before implementing management options to investigate how the optimal harvest strategy can be affected by the way objectives are formalized. In our case, the French management plan does not stress to identify an arbitrary number of packs or a zoning strategy. On the opposite, the objective is to maintain a positive population growth rate while controlling its rate of expansion, without any artificial zoning strategy. The final aim is to deter high depredation rate using among other preventive techniques the possibility to cull some animals. This is the reason why the decision variables chosen in utilities have been formalized on the basis of controlling the population growth rate responding to the first objective of the Habitat Directive “*the population dynamics data on the species concerned indicate that it is maintaining itself on a long term basis as a viable component of its natural habitat*”. The population growth rate appears to be a more efficient management indicator in conservation than the minimum viable population size which is often problematic to accurately estimate (Flather *et al.* 2011, Marescot *et al.* 2011). The unifying power of population growth rate for wildlife management application holds in its ability to predict future population trend, its facility for sensitivity analysis, its robustness to detection

heterogeneity, its central role for understanding environmental and demographic stochasticity, and its feedback with population density after management regulation (Sibly & Hone 2005). Even though making decision based on growth rate is particularly relevant, it was not informative enough to delineate a single optimal policy. Indeed an objective of maintaining a growth rate between 1 and 1.15 on a population of 20 wolves does not have the same conservation implications than for a population of 100 wolves. Thus we added to our utility a constraint on the number of packs as a proxy for the wolf colonization process. It allowed us to integrating the second component of the Habitat Directive “*the natural range of the species is neither being reduced nor is likely to be reduced for the foreseeable future*” (92/43/EEC, Article 1).

Very few European countries have firm objective driven policy for wolf management. A notable exception is Sweden where in 2009 the government decided to restrict the wolf population during 3-years at a maximum level of 210 wolves (MJU8:2009/10). This objective was believed by the EU Commission to interfere with the goal of attaining a Favorable Conservation Status (FCS), but as a matter of fact, it provided a quantitative basis for scientists to use the knowledge from long-term and detailed wolf research to model the number of individuals to be culled in order to reach the objective (Liberg *et al.* 2011). The management objectives in France do not follow that strategy but instead takes place in a case by case basis regarding damages on livestock. The high flexible of SDP toward the objectives that may change from the authorities across years, would allow evaluating the results in damage levels under different management scenarios. In this study, we have explored several wolf management scenarios not necessarily in order to change the political measures taking place in France but to demonstrate the importance to clarify management objectives (even for a few years). This key lesson was learnt from the diversity of patterns found in the optimal solutions depending on the way objectives were formalized.

## References

- Allen CR, & Gunderson, L.H. (2011) Pathology and failure in the design and implementation of adaptive management. *Journal of Environmental Management*, **92**,1379–1384.

- Ballard, W. B., J. S. Whitman, & Gardner, C. L. (1987) Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, **98**, 1–54.
- Balme, G. A., R. Slotow & Hunter, L.T.B. (2009) Impact of conservation interventions on the dynamics and persistence of a persecuted leopard (*Panthera pardus*) population. *Biological Conservation*, **142**, 2681–2690.
- Baxter, P.W.J. & Possingham, H.P. (2011) Optimizing search strategies for invasive pests: learn before you leap. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 86–95.
- Bellman, R. (1957) Dynamic Programming. *Princeton University Press, Princeton*.
- Beissinger, S.R. (2002) Population viability analysis: Past, present, future. *Population viability analysis*. (Eds. S. R. Beissinger & D. R. McCullough). University of Chicago Press, Chicago.
- Bessa-Gomes, C. and Petrucci-Fonseca, F. (2003). Using artificial neural networks to assess wolf distribution patterns in Portugal. *Animal Conservation*, **6**, 221–229.
- Bischof, R., Nilsen, E. B., Brøseth, H., Männil, P., Ozoliņš, J. and Linnell, J. D. C. (2012) Implementation uncertainty when using recreational hunting to manage carnivores. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 824–832.
- Blanco, J. C. & Cortès, Y. (2007) Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain *Journal of Zoology* **273**, 114–124.
- Bostedt, G., & Grahn, P. (2008) Estimating cost functions for the four large carnivores in Sweden. *Ecological Economics*, **68**, 517–524.
- Boyce, M. S. (1993) Population viability analysis: adaptive management for threatened and endangered species. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **58**, 520–527.
- Bradley, E. H. (2004). An evaluation of wolf–livestock conflicts and management in the northwestern United States. Thesis, University of Montana, Missoula, USA.
- Bull, J., Nilsen, E.B., Mysterud, A., & Milner-Gulland E. J. (2009). Survival on the Border: A Population Model to Evaluate Management Options for Norway's Wolves *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, **15**, 412–424
- Burrows, R., Hofer, H. & East, M. (1994) Demography, extinction and intervention in a small population: the case of the Serengeti wild dogs. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **256**, 281–292

- Brainerd, S.M., Andrén, H., Bangs, E.E., Bradley, E.H., Fontaine, J.A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M.D., Jozwiak, E.A., Liberg, O., 2008. The effects of breeder loss on wolves. *J. Wildlife Manage.* 72, 89–98.
- Capitani, C., Mattioli, L., Avanzinelli, E., Gazzola, A., Lamberti, P., Mauri, L., Scandura, M., Viviani, A. & Apollonio, M. (2006) Selection of rendezvous sites and reuse of pup raising areas among wolves *Canis lupus* of north-eastern Apennines, Italy. *Acta Theriologica*, **51**, 395–404.
- Carroll, C. & Miquelle, D.G. (2006) Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: the role of protected areas and landscape matrix in population persistence. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1056–1068.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferriere, R., Clobert, J., & Haight, R.G. (2003) Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 575–587
- Chapron, G., R. Wielgus, P. Quenette, & Camarra, J. (2009) Diagnosing mechanisms of decline and planning for recovery of an endangered brown bear (*Ursus arctos*) population. *PLoS ONE*, **4**, 1–10
- Ciucci, P., W. Reggioni, L. Maiorano, & Boitani, L. (2009) Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps. *Journal of Wildlife Management*, **73**, 1300–1306.
- Clark, T. W., P. Curlee, and R. P. Reading. (1996) Crafting effective solutions to the large carnivore conservation problem. *Conservation Biology*, **10**, 940-948.
- Clarkson, P. L. (1995) Recommendations for more effective wolf management. *Ecology and conservation of wolves in a changing world* (eds L. N. Carbyn, S. H. Fritts & D. R. Seip), pp. 527-534. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.
- Conroy, M.J., Barker, R.J., Dillingham, P.W., Fletcher, D., Gormley, A.M., & Westbrooke, I.M. (2008) Application of decision theory to conservation management: recovery of Hector’s dolphin. *Wildlife Research*, **35**, 93–102.
- Council of Europe, 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. European Community Official Publication Journal, L206: 7–50. Available from <http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective>.

- Crespin, L., Harris M. P., Lebreton J.-D., & Wanless, S. (2006) Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal of Avian Biology*, **37**, 273–282.
- Creel, S. & Rotella, J.J. (2010) Meta-Analysis of relationships between human offtake, total mortality and population dynamics of gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS ONE* **5**, 12918.
- Coulson, T. (2001). The use and abuse of population viability analysis, *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 219-221.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J. M., Lebreton, J.-D., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A. M., Poillot, C., Taberlet, P., & Gimenez, O. (2010). Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology*, **24**, 621–626.
- De Beaufort, F. (1987) Le loup en France: éléments d'écologie historique. *In Encyclopédie des carnivores de France: espèces sauvages ou errantes indigènes ou introduites en métropole et dans les DOM-TOM*, (eds. Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères), **vol.1**
- Decker, D. J., Jacobson, C. A., & Brown, T. L. (2006) Situation-specific “impact dependency” as a determinant of management acceptability: Insights from wolf and grizzly bear management in Alaska. *Wildlife Society Bulletin*, **34**, 426–432.
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P.E., Leonard, Y., Moris, P., Bataille, A., Dahier, T. Delacour, G., Millisher, G., Miquel, C., Poillot, C., Marboutin, E. (2012) Wolf monitoring in France: a dual frame process to survey time-and space-related changes in the population. *Italian Journal of Mammalogy*, **23**, 1825–5272.
- European Commission Environment. (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. European Commission Environment, Brussels, Belgium. [http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index\\_en.html](http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index_en.html)
- Ferreras, P., Gaona, P., Palomares, F. & Delibes, M. (2001) Restore habitat or reduce mortality? Implications from a population viability analysis of the Iberian lynx. *Animal Conservation*, **4**, 265–274.

- Flather C.H., Hayward G.D., Beissinger S.R., Stephens P.A. (2011) Minimum viable populations: is there a ‘magic number’ for conservation practitioners? *Trends in Ecology & Evolution* , **26**, 307–316.
- Fuller, T.K. (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* **105**, 1–41.
- Fritts, S., H. & Mech, L., D. (1981) Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs*, **80**.
- Gehring, T. M., B. E. Kohn, J. L. Gehring, and E. M. Anderson(2003) Limits to plasticity in gray wolf, *Canis lupus*, pack structure: conservation implications for recovering populations. *Canadian Field-Naturalist* **117**, 419-423.
- Gese E.M., & Mech, L.D. (1991). Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–89. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 2946–2955.
- Haber GC. (1996) Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, **10**, 1068–1081.
- Hauser CE, Runge MC, Cooch EG, Johnson FA, & Harvey WF. (2007) Optimal control of Atlantic population Canada geese. *Ecological Modelling*, **201**, 27–36
- Hunter C, Caswell CH, Runge M, Regehr E, Amstrup S, Stirling I. (2010). Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology*, **91**, 2883–2897.
- Hayes RD, Baer AM, Larsen DG (1991) Population dynamics and prey relationships of an exploited and recovering wolf population in the southern Yukon. Yukon Territory, Fish and Wildlife Branch, Department of Renewable Resources. Final Report TR-91-1.
- Jimenez, M.D., D.W. Smith, D.R. Stahler, S.A. Becker, E. Albers, R.F. Krischke, S. Woodruff, R. McIntyre, M. Metz, J. Irving, R. Raymond, C. Anton, K. Cassidy-Quimby, and N. Bowersock. (2011) Wyoming Wolf Recovery 2010 Annual Report. Pages WY-1 to WY-30 in U.S. Fish and Wildlife Service Rocky Mountain Wolf Recovery 2010 Annual Report. USFWS, Ecological Services, 585 Sheppard Way, Helena, Montana, 59601.
- Kojola I, Aspi J, Hakala A, Heikkinen S, & S., Ronkainen. (2006). Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, **87**, 281–286

- Lande R. (1993) Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**, 911–27.
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T. & Sand, H. (2012) Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B*, **279**, 910–915.
- Liberg, O., Sand, H., Forslund, P. & Chapron, G. (2010) Regulating harvest of the Swedish wolf population in 2011 (in Swedish). Report to Swedish Environmental Protection Agency.
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.C. & al. (2005) Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* **1**, 17–20.
- Linnell, J.D.C, Nilsen, E.B., Lande, U.S., Herfindal, I.H., Odden, J., Skogen, K., Anderden, R., & Breitenmoser, U. (2005) Zoning as a means of mitigating conflicts with large carnivores: principles and reality in *People and Wildlife: Conflict or Coexistence?* (Eds R. Woodroffe, S.J., Thirgood & A. Rabinowitz), pp163-175, Cambridge University Press, NY.
- Linnell, J.D.C., Brøseth, H., Odden, J., & Nilsen, E.B. (2010) Sustainably harvesting a large carnivore? Development of Eurasian lynx populations in Norway during 160 years of shifting policy. *Environmental Management*, **45**, 1142–1154
- Ludwig, D. (1999) Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology* **80**, 298–310.
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C. & Gimenez, O. (2011) Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications*, **21**, 2898–2907.
- Marescot, L., O. Gimenez, Duchamp, C., Marboutin, E., & Chapron, G. (2012). Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecological Modelling*, **232**, 91-96.
- Martin, J., Kendall, W.L., O’Connell, A.F., Simons, T.R., Waldstein, A.H., Smith, G.W., Schulte, S.A., Rikard, M., Converse S.J., & Runge, M.C. (2010) Optimal control of native predators. *Biological Conservation*, **143**, 1751–1758.
- Marucco, F., D. H. Pletscher, L. Boitani, M. K. Schwartz, K. L. Pilgrim, & Lebreton, J.-D. (2009). Wolf survival and population trend using noninvasive capture–

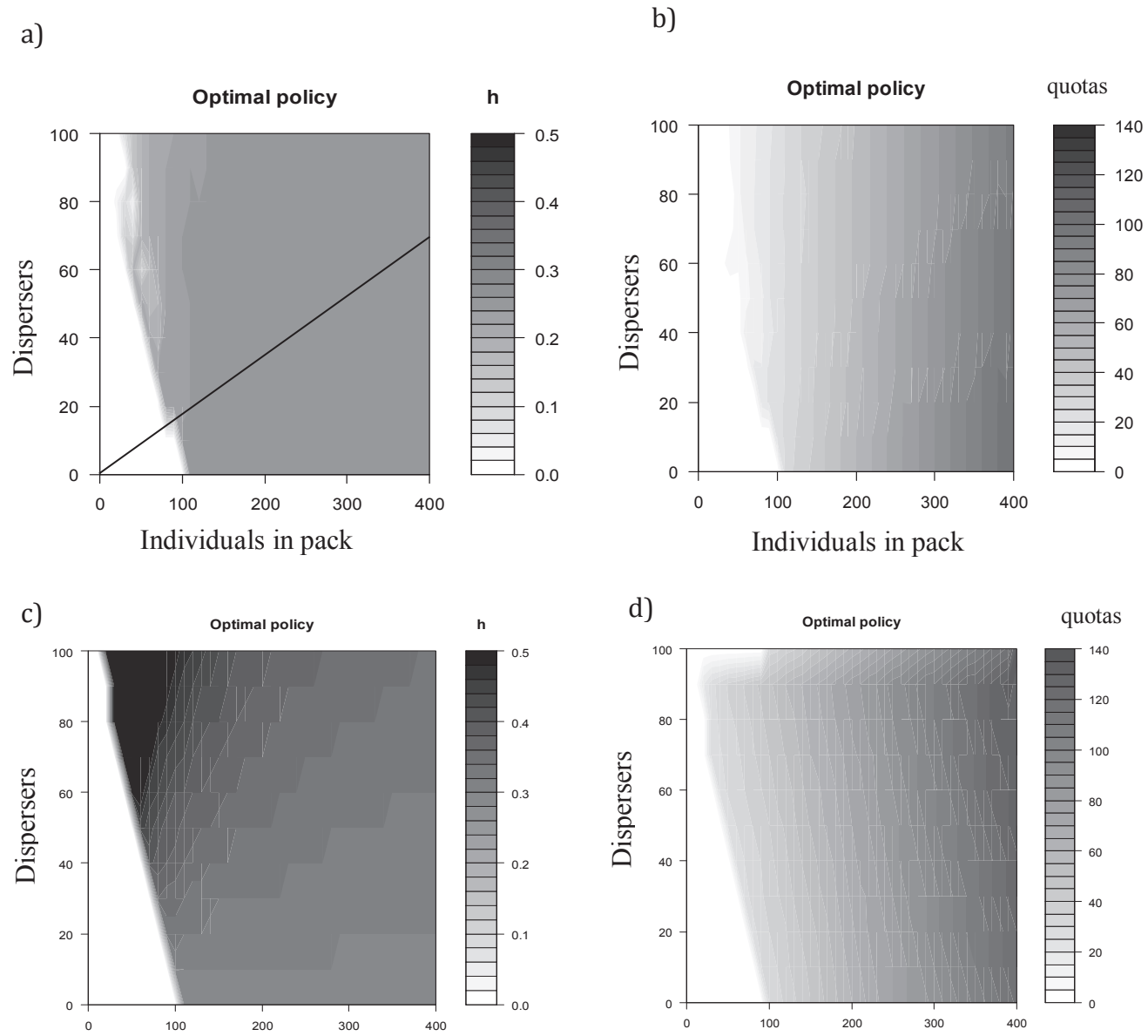


- recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1003–1010.
- Marucco, F., & McIntire, E.J.B. (2010). Predicting spatio-temporal recolonization of large carnivore populations and livestock depredation risk: wolves in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 789–798.
- Mech, D.L. (1995) The challenge and opportunity of recovering wolf populations. *Conservation Biology*, **9**, 1–9.
- Mech, L. D., & Boitani, L. (eds) (2003) *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mech, L. D. (2010). Considerations for developing wolf harvest regulations in the contiguous United States. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 142-1424.
- Meriggi, A., & Lovari, S. (1996). A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1561–1571.
- Miller, D.H., Jensen, A.L., Hammill, J.H., 2002. Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling* **151**, 271–278.
- Ministry of Ecology and sustainable development and Ministry of Agriculture. (2008). Governmental report Plan d’action national sur le Loup 2008-2012, dans le contexte français d’une activité importante et traditionnelle d’élevage. [http://www.loup.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/plan\\_loup\\_2008\\_2012.pdf](http://www.loup.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/plan_loup_2008_2012.pdf)
- Miller, D.H., Jensen, A.L., & Hammill, J.H. (2002). Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling* **151**, 271–278.
- Milner-Gulland, E. J. (1997) A stochastic dynamic programming model for the management of the saiga antelope. *Ecological Applications*, **7**, 130–142.
- Ministry of Ecology and sustainable development and Ministry of Agriculture. (2008). Governmental report Plan d’action national sur le Loup 2008-2012, dans le contexte français d’une activité importante et traditionnelle d’élevage. [http://www.loup.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/plan\\_loup\\_2008\\_2012.pdf](http://www.loup.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/plan_loup_2008_2012.pdf)
- Murray, D.L., Smith, D.W., Bangs, E.E., Mack, C., Oakleaf, J.K., Fontaine, J., Boyd, D., Jiminez, M., Niemeyer, C., Meier, T.J., Stahler, D., Holyan, J. & Asher, V.J. (2010) Death from anthropogenic causes is partially compensatory in recovering wolf populations. *Biological Conservation*, **143**, 2514–2524.

- Nichols, J. D. & Williams, B.K. (2006) Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 668–673.
- Patterson B.R., & Murray, D.L. (2008) Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment: A case study for wolves in Algonquin park, Canada. *Biological Conservation*, **141**, 669-680.
- Person, D.K. & Russell, A.L. (2008) Correlates of mortality in an exploited wolf population. *Journal of Wildlife Management*, **72**, 1540–1549.
- Peterson R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. (1984) Wolves of Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monograph*, **88**, 1–52.
- Reed J.M., Mills L.S., Dunning Jr J.B. Menges, E.S, McKelvey, K.S, Frye, R, Beissinger, S.R, Anstett, M.C, & Miller, F. (2002) Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology*, **16**, 7-19.
- Reed, D.H., O’Grady, J.J., Brook, B.W., Ballou, J.D. & Frankham, R. (2003) Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation*, **113**, 23–34.
- Runge M.C. (2011) An introduction to adaptive management for threatened and endangered species. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **2**, 220–233.
- Rutledge, L.Y., Mills, K., Loveless, K.M., Murray, D.L., Patterson, B.R., & B.N.White. (2010) Protection from harvesting restores family pack structure of Eastern wolves in Algonquin Provincial Park. *Biological Conservation*, **143**, 332–339.
- Smith, D. W., R. O. Peterson, & D. B. Houston (2003). Yellowstone after wolves. *Bioscience* **53**, 330–340.
- Stephens, P.A., Frey-Roos, F., Arnold, W. & Sutherland, W.J. (2002) Sustainable exploitation of social species: a test and comparison of models. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 629–642.
- Scandura M (2005) Individual sexing and genotyping from blood spots on the snow: a reliable source of DNA for non-invasive genetic surveys. *Conserv Genet* **6**:871-874.
- Schwartz, C.C. & Ellis, .E.J. (1981) Feeding ecology and niche separation in some native and domestic ungulates on the shortgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 343–353.

- Sibly RM & Hone J. (2002) Population growth rates and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **357**, 1153–1170
- Skonhøft, A. (2006) The costs and benefits of animal predation: An analysis of Scandinavian wolf re-colonization. *Ecological Economics*, **58**, 830–841.
- Summerlin, C. T., & Wolfe, J. L. (1973) Social influences on trap response of the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Ecology*, **54**, 1156–1159.
- Taberlet, P., & G. Luikart. (1999) Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 41–55.
- Taylor, M.K., Laake, J., McLoughlin, P.D., Born, E.W, Cluff, H. D., Ferguson, S. H., Rosing-Asvid, A., Schweinsburg, R., & Messier, F. (2005) Demography and viability of a hunted population of polar bears. *Arctic*, **58**, 203–214.
- Tompa, F. S. (1983) Problem wolf management in British Columbia: conflict and program evaluation. *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. (ed L. N. Carbyn) pp. 112–119. Canadian Wildlife Service Report No. 45, Ottawa. U.S.
- Treves, A. & Karanth, K.U. (2003). Human–carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology*, **17**, 1491–1499.
- Treves, A. & Naughton-Treves, L. (2005) Evaluating lethal control in the management of human–wildlife conflict. In *People and wildlife: conflict or coexistence?* (Eds R. Woodroffe, S.J., Thirgood & A. Rabinowitz), pp 86–106. Cambridge: Cambridge University Press, NY.
- Tufto, J., Saether, B.-E., Engen, S., Swenson, J. E. & Sandegren, F. (1999) Harvesting strategies for conserving minimum viable populations based on World Conservation Union criteria: brown bears in Norway. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **266**, 961–967.
- Valière, N., L. Fumagalli, L. Gielly, C. Miquel, B. Lequette, M. L. Poulle, J. M. Weber, R. Arlettaz, & Taberlet, P. (2003) Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation*, **6**, 83–92.
- Varley, N., & Boyce, M.S. (2006) Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. *Ecological Modelling*, **193**, 315–339

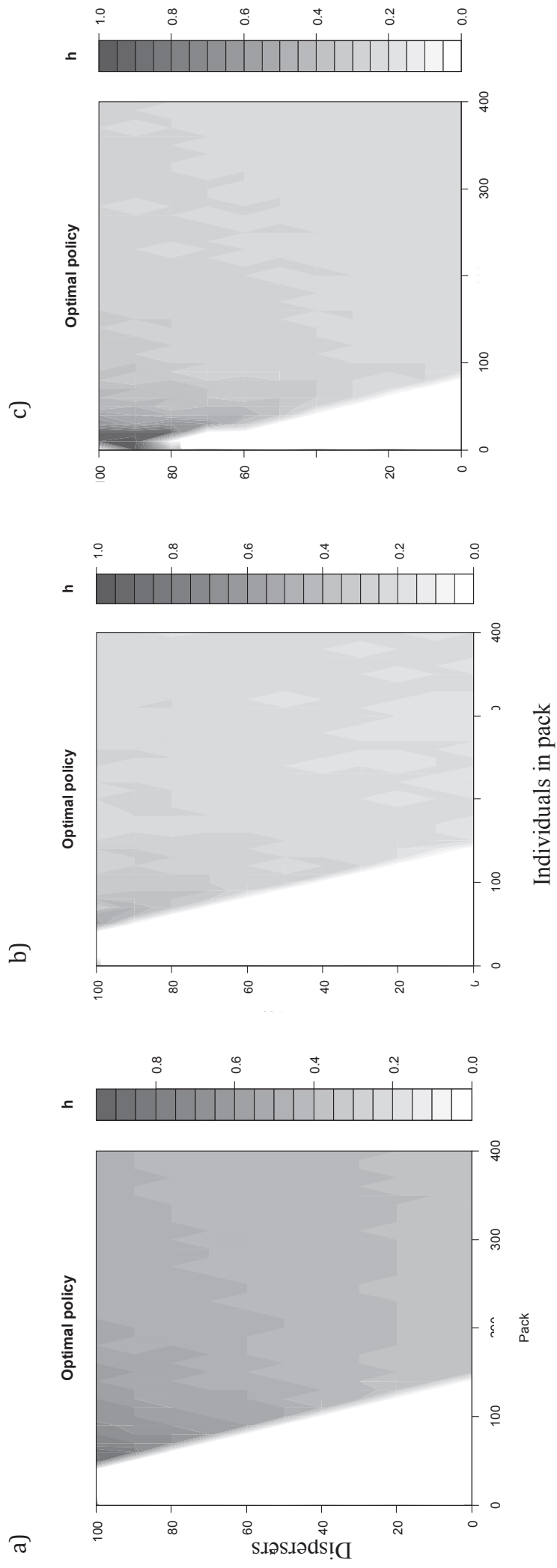
- Vucetich, J. A. & Creel, S. (1999) Ecological interactions, social organization, and extinction risk in African wild dogs. *Conservation Biology*, **13**, 1172–1182.
- Walters, C. J., & Hilborn, R. (1978) Ecological optimization and adaptive management. *Marine Environmental Research*, **9**, 157–188.
- Way, J. G. & Bruskotter, J. T. (2012) Additional considerations for gray wolf management after their removal from Endangered Species Act protections. *The Journal of Wildlife Management*, **76**, 457–461.
- Webb N.F., Allen, J.R., and E.H. Merrill.(2011) Demography of a harvested population of wolves (*Canis lupus*) in west-central Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **89**, 744 -752
- Westphal, M.I., Pickett, M., Getz W.M., & Possingham H.P. (2003) The use of stochastic dynamic programming in optimal landscape reconstruction for metapopulations. *Ecological Applications*, **13**, 543–555
- Whittaker, D., Vaske, J. J., & Manfredi, M. J. (2006) Specificity and the cognitive hierarchy: Value orientations and the acceptability of urban wildlife management actions. *Society and Natural Resources*, **19**, 515–530.
- White, G. C.(2000) Population viability analysis: data requirements and essential analyses. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. (eds L. Boitani, and T. K. Fuller) pp. 288–331. Columbia University, New York, New York, USA.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M. J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego, California
- Woodroffe R, Thirgood S, Rabinowitz A. (eds) (2005) *People and wildlife: conflict or coexistence?* Cambridge University Press, Cambridge
- Zimen E., (1975). Social dynamics of the wolf pack in *The Wild Canids-Their Systematics, Behavioural Ecology and Evolution* (ed. Fox M. V.) Van Nostrand Reinhold, New York.



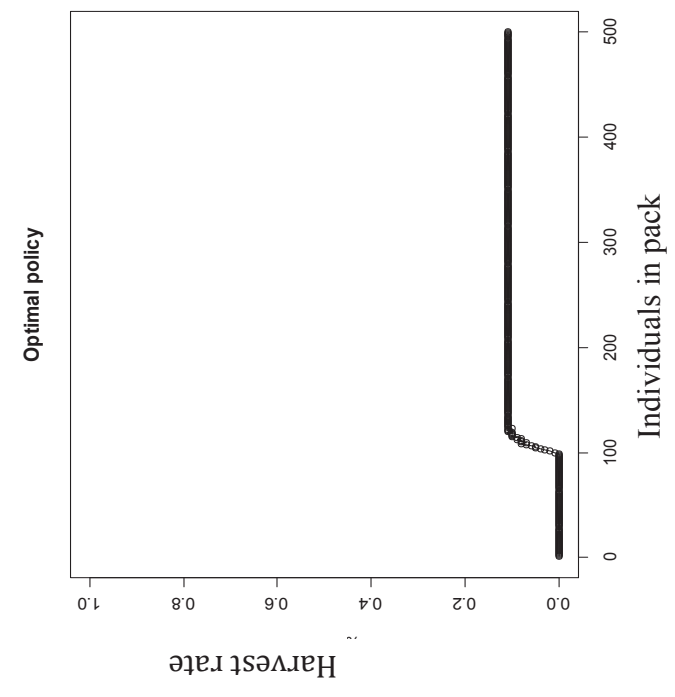
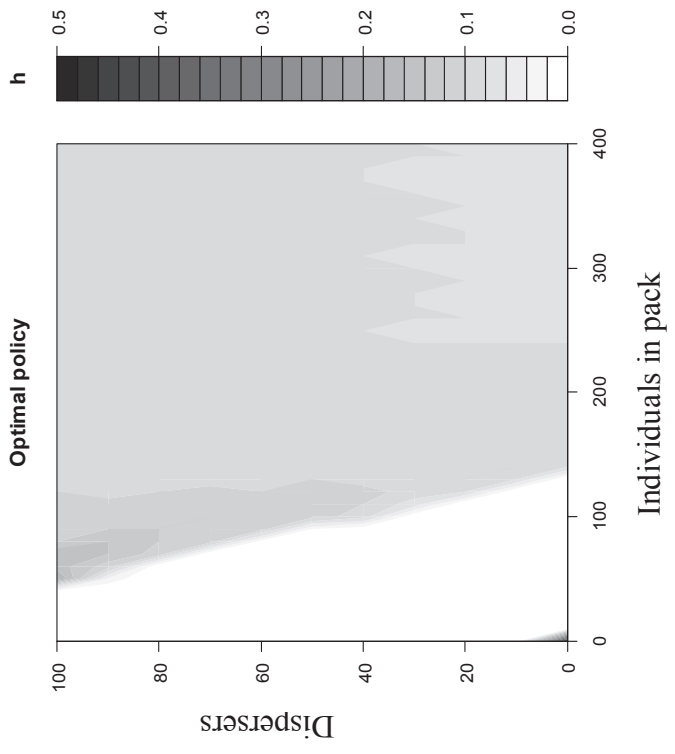
**Appendix A:** Changes in optimal policy when emigration of dispersers was included in model 2S.

- a) optimal harvest rate when assuming emigration of dispersers failing to settle packs
- b) the equivalent optimal policy of (a) expressed in quotas (number of individuals to cull)
- c) optimal harvest rate when no emigration occur, dispersers which failed to settle in packs remained dispersers. Notice that this graph is the same than graph 3b) but in order to compare patterns with graph (a) of this appendix, we attribute a black color to any harvest rate greater than 0.5.
- d) the equivalent optimal policy of (c) expressed in quotas (number of individuals to cull).

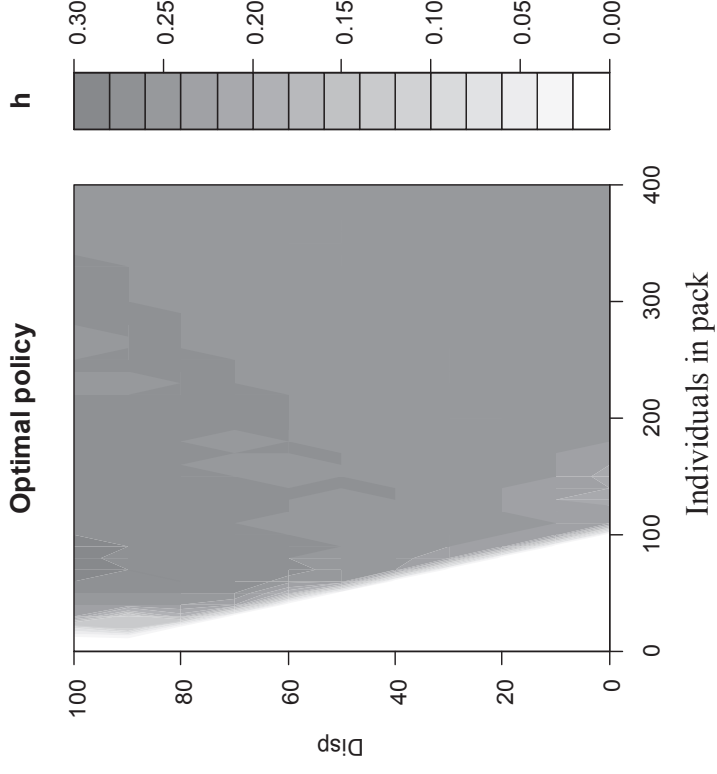
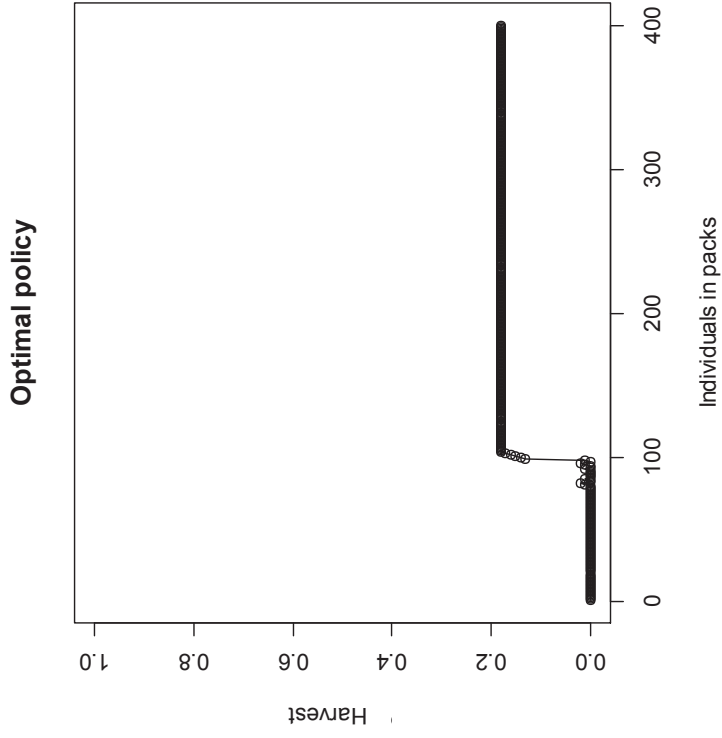
Assuming the number of dispersers is the same as the ones under stable stage strategy (Black line in (a) and (c), the recommended strategy here is not to harvest until almost 100 individuals in packs, as in Figure 2. Following the black line, beyond 100 individuals in packs, the optimal harvest is in the color zone of 0.23 in graph (a) assuming emigration. Such harvest should be compared to the 0.21 harvest rate obtained with model 4S assuming stable stage strategy and emigration (see Figure 2).



**Appendix B:** Optimal policy sensitivity to utility maximum  $\lambda^*$ , when demographic stochasticity and control uncertainty are added. The grey panel represents the optimal harvest rate  $h$  given the number of individual in packs and the number of dispersers. a)  $\lambda^* = 1$  b)  $\lambda^* = 1.07$  for the reference utility c)  $\lambda^* = 1.20$



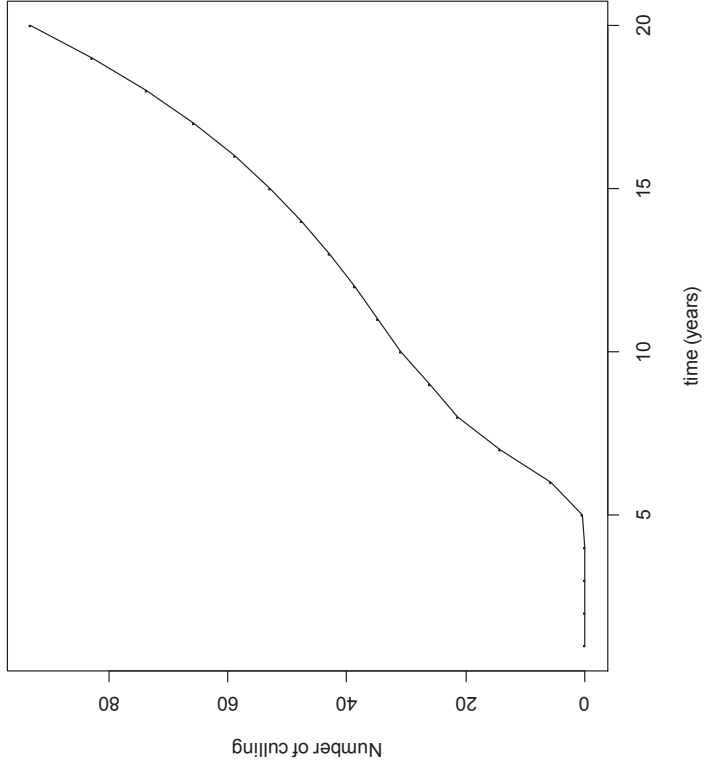
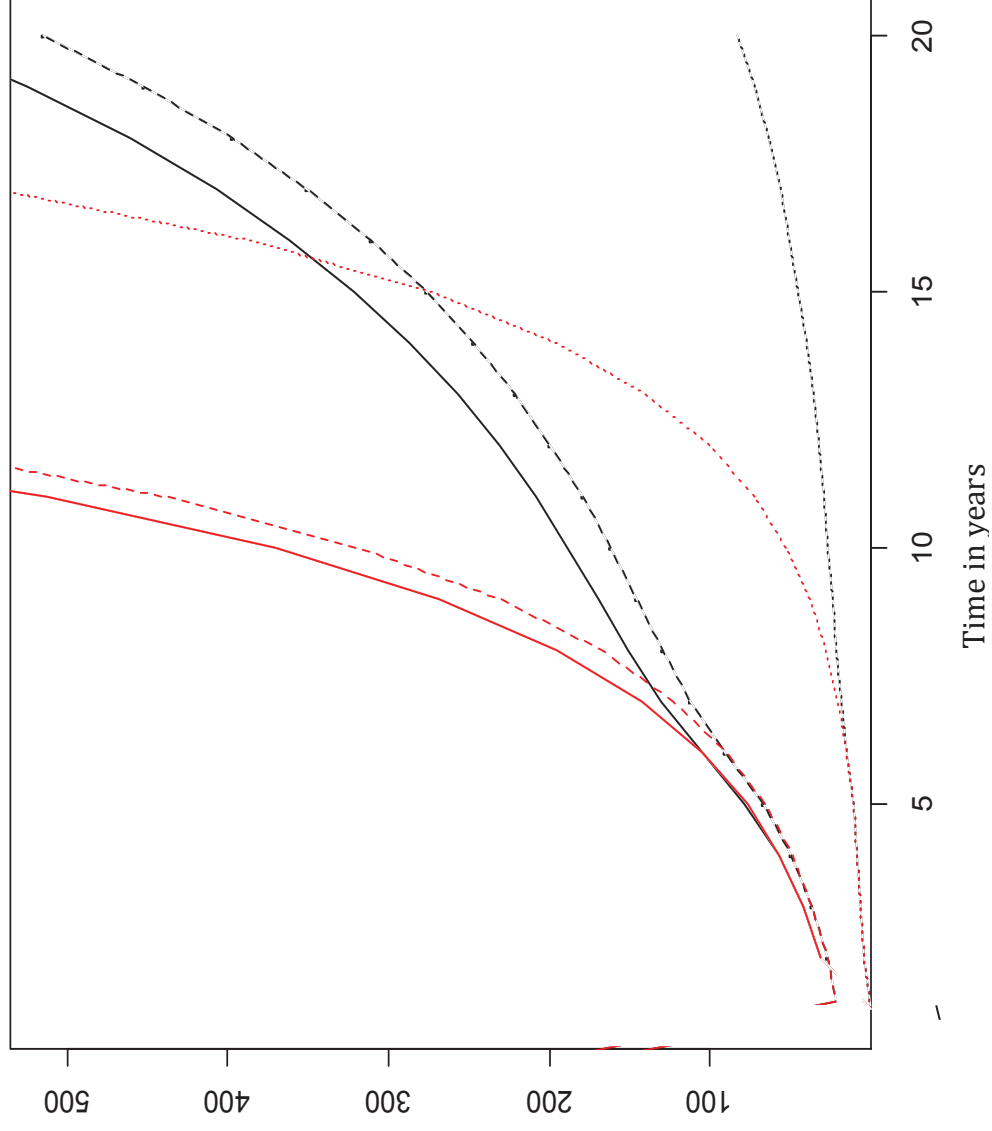
**Appendix C:** Optimal policy sensitivity to survival rate. a) A decrease by 10% of survival rate in the 4 stage model ( $\phi=0.75$ ) in model 4S b) in model 2S



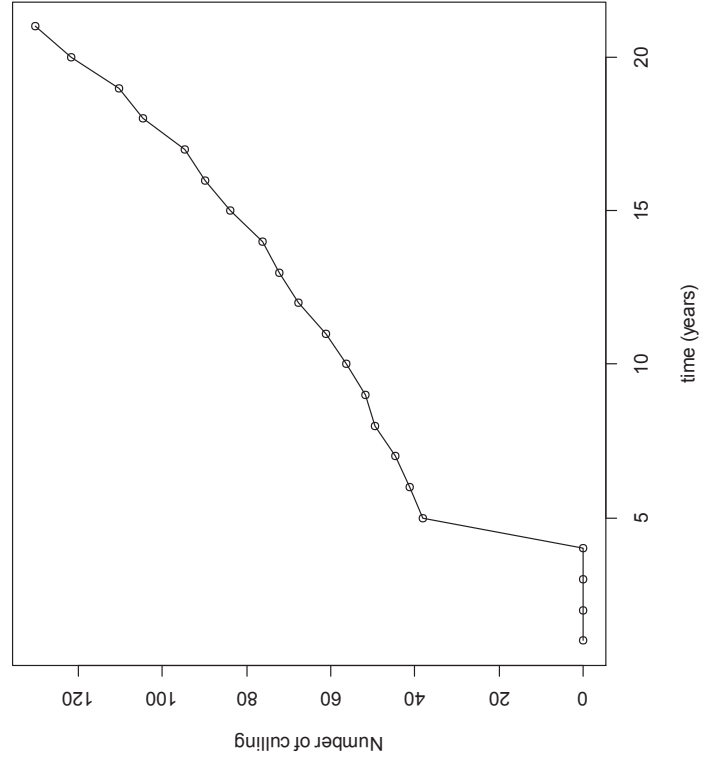
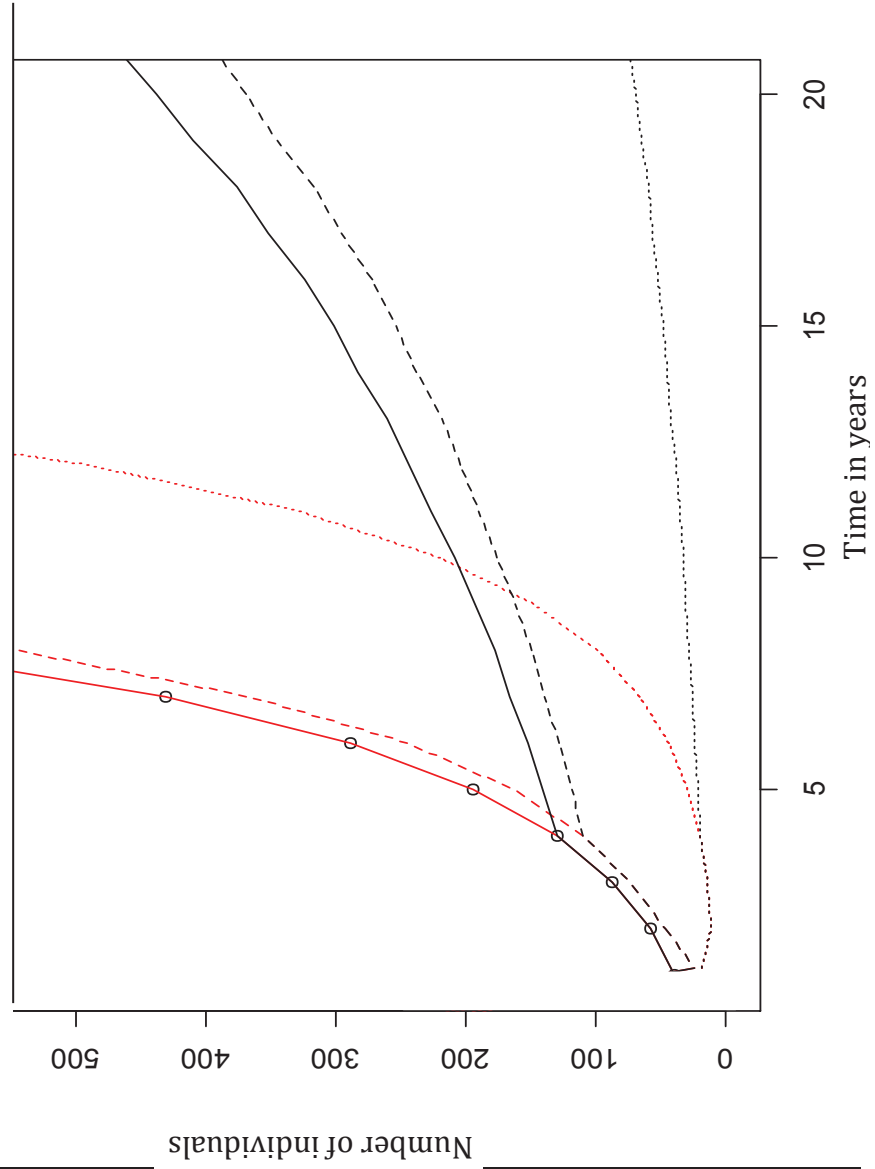
**Appendix D:** Optimal policy obtained with different survival rates for alphas and non alphas individuals a) harvest rate is presented as a function of the number of individual in packs in the model 4S b) as a function of the number of individuals in pack and the number of dispersers in model 2S. Assuming the number of dispersers is the same as the ones under stable stage strategy (Black line in b) we noticed that optimal policy in model 2S was more sensitive to a social state-dependent survival rate than in model 4S.



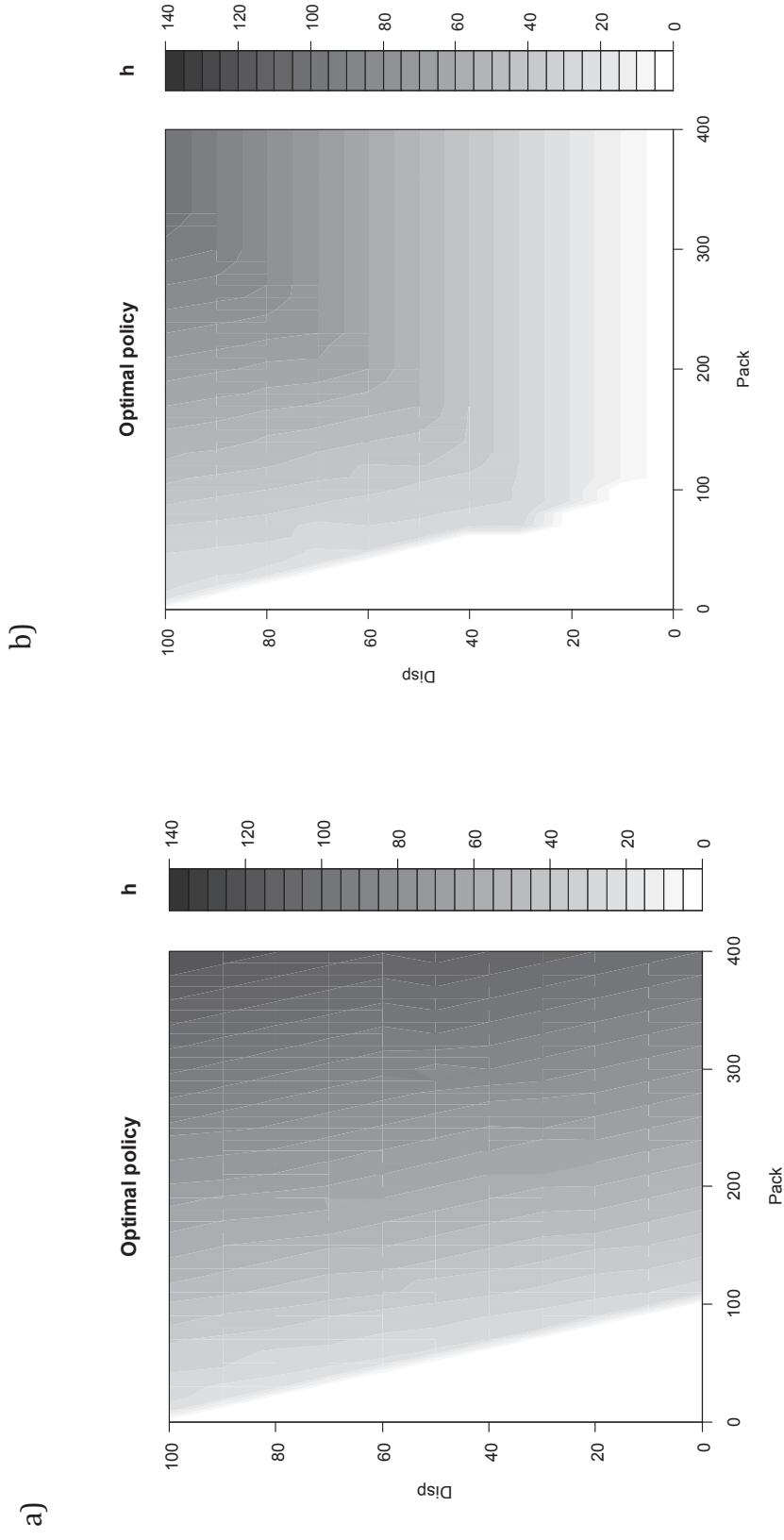
Number of individuals



Appendix E: a) Mean population size over 20 years in the 4 stage model. Starting at 20 individuals in pack and 20 dispersers. The red line shows the mean trend of populations not harvested. The black lines show the mean populations trend under the optimal harvest strategy. Solid lines represent total population size, dashed line the number of individuals in packs and dotted line the number dispersers. b) Mean number of pack members removed under the optimal harvest rates.



Appendix F: a) Mean population size over 20 years, in model 2S. Starting at 20 individuals in pack and 20 dispersers. The red line shows the mean trend of populations not harvested. The black lines show the mean populations trend under the optimal harvest strategy. Solid lines represent total population size, dashed line the number of individuals in packs and dotted lines the number dispersers. b) Mean number of pack members removed under the optimal harvest rates.



Appendix G: comparison of optimal quota when SDP was implemented with model 2S and when harvest is non-selective at all (a) or on dispersers only (b).

ANNEXE A

---

---

FLETCHER D, LEBRETON J-D, MARESCOT, L., SCHAUB M., GIMENEZ,  
O., SLOOTEN, E., AND DAWSON, S.

ESTIMATING ADULT SURVIVAL FROM A MARK-RECAPTURE  
STUDY: POTENTIAL BIAS FROM UNDETECTED CAPTURE  
HETEROGENEITY.

---

---

## Bias in estimation of adult survival and asymptotic population growth rate caused by undetected capture heterogeneity

David Fletcher<sup>1\*</sup>, Jean-Dominique Lebreton<sup>2</sup>, Lucile Marescot<sup>2</sup>, Michael Schaub<sup>3</sup>, Olivier Gimenez<sup>2</sup>, Steve Dawson<sup>4</sup> and Elisabeth Slooten<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Department of Maths and Statistics, University of Otago, P.O. Box 56, Dunedin, New Zealand; <sup>2</sup>Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France; <sup>3</sup>Swiss Ornithological Institute, 6024 Sempach, Switzerland; <sup>4</sup>Department of Marine Science, University of Otago, P.O. Box 56, Dunedin, New Zealand; and <sup>5</sup>Department of Zoology, University of Otago, P.O. Box 56, Dunedin, New Zealand

### Summary

1. Mark–recapture studies are often used to estimate adult survival probability ( $\phi$ ), which is an important demographic parameter for long-lived species, as it can have a large impact on the population growth rate. We consider the impact of variation in capture probability among individuals (capture heterogeneity) on the estimation of  $\phi$  from a mark–recapture study and thence on estimation of the asymptotic population growth rate ( $\lambda$ ).
2. We review the mechanisms by which capture heterogeneity arises, methods of allowing for it in the analysis, and use simulation to assess the power of detecting three types of capture heterogeneity (two-group heterogeneity, trap-response and temporary emigration) using standard mark–recapture lack-of-fit tests.
3. We use simulation to assess the bias that can arise in the estimation of  $\phi$  from a mark–recapture study when we do not allow for capture heterogeneity. Using a generic population model, we assess the effect this bias has on estimation of  $\lambda$ .
4. We use our results on the power of the lack-of-fit tests, together with a measure of the size of the bias relative to the standard error of the estimate of  $\phi$ , to assess which situations might lead to an important level of undetected bias. Our results suggest that undetected bias is not likely to be an issue when there is trap-response, owing to the lack-of-fit tests having sufficient power to detect any trap-response that could lead to non-negligible bias. For two-group heterogeneity, the worst bias generally occurs when the difference between the capture probabilities for the two groups is moderate and both capture probabilities are low. For temporary emigration, the worst bias generally occurs when the rate of emigration and the capture probability are both low.
5. We illustrate the issues for conservation management using data from studies of Hector's dolphin (*Cephalorhynchus hectori*) in New Zealand and wolves (*Canis lupus*) in France.
6. Previous studies have suggested that capture heterogeneity will generally lead to a relatively small bias in the estimate of  $\phi$ . However, given the high sensitivity of the asymptotic population growth rate to adult survival, a small bias in  $\phi$  might lead to nontrivial bias in the estimate of  $\lambda$ .

**Key-words:** bias, capture heterogeneity, mark–recapture, maximum population growth rate, population growth rate, population model, survival

### Introduction

For a long-lived species, reliable estimation of adult survival probability ( $\phi$ ) can be crucial to understanding population

dynamics and hence to effective management of a population (Russell 1999; Caswell 2001). Typically,  $\phi$  is estimated from data collected in a mark–recapture study (e.g. Lebreton *et al.* 1992). Although we might sometimes be interested in annual estimates, for long-lived species the between-year variation in adult survival is generally low, so we focus attention on the case where  $\phi$  comes from fitting the Cormack–Jolly–Seber

\*Correspondence author. E-mail: dfletcher@maths.otago.ac.nz  
Correspondence site: <http://www.respond2articles.com/MEE/>

(CJS) model  $(\phi, p_t)$ , in which  $\phi$  is constant and capture probability is time dependent.

To provide useful information for the management of a population,  $\hat{\phi}$  can be used in a population model, together with estimates of other demographic parameters. Alternatively, a population model might be fitted directly to all the available data, typically mark–recapture data, census data and data on reproductive success (Buckland *et al.* 2007; Schaub *et al.* 2007). The type of population model used will vary according to the species, the available data and the management context. For example, it might be deterministic and density independent or it might include demographic stochasticity, environmental stochasticity and/or density dependence. Likewise, the outcomes from the population model that are of interest will vary; we might focus on the asymptotic growth rate, the probability of quasi-extinction over some period or the time taken for the population to reach a specified fraction of its putative carrying capacity. Although much of what follows could easily be extended to more complex cases, for the sake of simplicity we focus on the case where  $\hat{\phi}$  will be used in a deterministic, density-independent population model to estimate the asymptotic population growth rate ( $\lambda$ ), where all the demographic parameters are estimated separately.

It has long been recognized that the reliability of  $\hat{\phi}$  can be affected by variation among individuals in capture probability ('capture heterogeneity', which we denote as CH). Generally, CH has been found to induce a small negative bias in  $\phi$ , although the bias can sometimes be positive (Nichols & Pollock 1983; Hwang & Chao 1995). The bias increases as mean capture probability decreases and as CH increases (Carothers 1979; Hwang & Chao 1995; Pledger, Pollock & Norris 2003). If CH is strong and some individuals have very low capture probabilities, it is also possible to detect apparent age effects in  $\phi$  (Prévot-Julliard, Lebreton & Pradel 1998), in a fashion similar to that induced by transients (Pradel, Cooch & Cooke 1995). Given that CH is likely to occur for many populations, we can expect some bias in  $\hat{\phi}$  if our model does not allow for it (Cormack 1972; Carothers 1973, 1979; Gilbert 1973; Nichols and Pollock 1983; Stromborg *et al.* 1988; Pollock *et al.* 1990; Hwang & Chao 1995; Manly, McDonald, & McDonald 1999; Pledger, Pollock & Norris 2003; Devineau, Choquet & Lebreton 2006; Cubaynes *et al.* 2010).

Carothers (1973) suggested that the bias in  $\hat{\phi}$  caused by CH will often be small, especially when compared with the bias CH causes to estimates of abundance. However, if  $\hat{\phi}$  is used to estimate  $\lambda$ , the high sensitivity of  $\lambda$  to  $\phi$  (Lebreton & Clobert 1991; Russell 1999; Caswell 2001) means that an apparently small bias in  $\hat{\phi}$  might lead to an important effect on  $\hat{\lambda}$ . The motivation for this work came from our desire to consider those levels of undetected CH for which the bias in  $\hat{\phi}$  has practical consequences for management. We therefore consider the amount of bias in  $\hat{\phi}$  that arises when the power of the standard lack-of-fit (LOF) tests is low. In addition, we ignore those cases where the undetected bias is small relative to the standard error of  $\hat{\phi}$  (Carothers 1973).

Several important, related issues are outside the scope of this paper. First, if marked and unmarked individuals are equally likely to be captured, we can use mark–recapture data to obtain an overall estimate of the realized population growth rate ( $\lambda_e$ ) (Pradel 1996). The type of CH present appears to determine whether there is any significant bias in the estimate of  $\lambda_e$  (Hines & Nichols 2002; Marescot *et al.* in press). Second, we do not consider the bias in  $\hat{\phi}$  caused by heterogeneity in the survival probabilities (Pledger, Pollock, & Norris 2003, 2010) nor by transience (Pradel *et al.* 1997). Third, we do not consider the impact of CH on estimation of the precision of  $\hat{\phi}$ ; CH may lead to underestimation of the standard error of  $\hat{\phi}$ , and this can be allowed for to some extent by the use of  $\hat{c}$ , the standard correction for overdispersion (Anderson, Burnham & White 1994). As we are considering only constant survival, we do not address the issue of the potential variation in bias over time (Lebreton 1995).

We use simulation to assess the power of standard LOF tests for the global CJS model  $(\phi_t, p_t)$  and the amount of bias in  $\hat{\phi}$  when undetected CH is present. We then consider the impact such bias has on  $\hat{\lambda}$ . We provide two illustrative examples, discuss our findings and make recommendations. In the Appendix S1, we provide an overview of possible biological mechanisms for CH and a review of methods available for dealing with CH in the context of open population mark–recapture models.

### Power of LOF tests for the $(\phi_t, p_t)$ model

Given that we want to assess the amount of undetected bias, it is natural to first consider the power of standard LOF tests of the global CJS model  $(\phi_t, p_t)$ . In doing so, we focus on the tests available in U-CARE, Tests 2.CL, 2.CT, 3.SM and 3.SR (Choquet *et al.* 2009), as they deal more effectively with sparse data than those in the RELEASE option within Program Mark (White & Burnham 1999); see Pradel, Gimenez & Lebreton (2005). Pollock, Nichols & Hines (1985) used simulation to assess the power of several LOF tests when the study population consists of two groups of individuals, with all individuals in a group having the same capture probability (hereafter referred to as 'two-group CH'), but did not consider other types of CH. One standard approach is to assess the significance of the overall test statistic, i.e. the sum of the 2.CL, 2.CT, 3.SM and 3.SR statistics. Manly, McDonald & McDonald (1999) used simulation to assess the power of this approach for a range of situations, including two-group CH and temporary emigration, and concluded that in general, the power was very low. We therefore consider the power of individual tests to detect particular forms of CH.

We focus on Tests 2.CT and 3.SR (Pradel, Gimenez & Lebreton 2005), as 2.CL and 3.SM are often difficult to interpret and, in our experience, are less sensitive to heterogeneity. 2.CT tests the hypothesis that all individuals known to be alive in years  $i$  and  $i+1$  have the same probability of recapture in year  $i+1$ , regardless of whether or not they were captured

in year  $i$ ; 3.SR tests the hypothesis that all individuals captured in year  $i$  have the same probability of being recaptured later, regardless of their prior capture history. For simplicity of presentation, we focus on the results for the Pearson's  $\chi^2$  versions of the tests, as those for the likelihood ratio versions ( $G^2$  in U-CARE) were very similar.

Given our overview of possible mechanisms for CH (Appendix S1), we considered the following settings:

1. Two-group CH in which all individuals in group  $i$  had capture probability  $p_i$  ( $i = 1, 2$ ). For simplicity, we assumed that the two groups were of equal size. Carothers (1973) provides a discussion of the motivation for considering just two groups. We considered all combinations of  $p_i = 0.1, 0.2, \dots, 0.9$  ( $i = 1, 2$ ).
2. Trap-response, in which an individual not captured in the previous year had capture probability  $p_0$ , while one captured in the previous year had capture probability  $p_1$ . We considered all combinations of  $p_i = 0.1, 0.2, \dots, 0.9$  ( $i = 0, 1$ ).
3. Temporary emigration, in which individuals were assumed to be in either area 1 or 2, with a capture probability of  $p$  in area 1 and of zero in area 2. A similar situation arises when individuals skip breeding, e.g. as a consequence of the death of their partner. The probability of movement from area 1 to 2 ( $a$ ) was assumed to be equal to the probability of movement from area 2 to 1. We assumed that initially half the population was in area 1 and half in area 2. We considered all combinations of  $p = 0.1, 0.2, \dots, 0.9$  and  $a = 0.1, 0.2, \dots, 0.9$ . For an individual that is alive in year  $i$ , the probability of being captured that year is  $\pi_i p$ , where  $\pi_i = (1 - a)\pi_{i-1} + a(1 - \pi_{i-1})$  is the probability that the individual is in the study area in year  $i$ . For the special case  $a = 0.5$ ,  $\pi_i = 0.5$  for all individuals (and all years), and there is no CH.

We used simulation to estimate the power of each test as follows. Given a true  $\phi$  (assumed to be the same for each year), length of study, number of individuals marked each year ( $R$ ) and a specified form of CH, we generated 2000 sets of mark-recapture data. The individual power of Tests 2.CT and 3.SR was estimated by the proportion of data sets in which that test was significant (at the 5% level). Use of 2000 simulations meant that the standard error of each of these estimates would be at most 0.011.

Figure 1 provides a visual summary of the estimated power of Test 2.CT to detect LOF caused by each type of CH, for a 10-year study in which  $R = 50, 100$  or  $500$  and  $\phi = 0.90$ . For all three types of CH, the power increases with  $R$ , as expected. For two-group CH, the power increases with  $|p_1 - p_2|$  and with  $p_1$  and  $p_2$  for a fixed value of  $|p_1 - p_2|$ , again as expected. For trap-response, the power increases very quickly with  $|p_0 - p_1|$  and is generally high, even when  $R = 500$ . Interestingly, for  $R = 50$  or  $100$  and a fixed value of  $|p_0 - p_1|$ , the power is generally higher when  $p_0$  and  $p_1$  are lower. For temporary emigration, the power is close to 0.05 when  $a = 0.5$ , as there is no CH. For other values of  $a$ , the power increases with  $p$ . For  $a > 0.5$ , the power increases with  $a$ , while for  $a < 0.5$ , the pattern is less clear-cut. Overall, it appears that Test 2.CT has good power to detect trap-response, but may have low

power to detect moderate two-group CH or temporary emigration, especially when  $R$  and/or the capture probabilities are low.

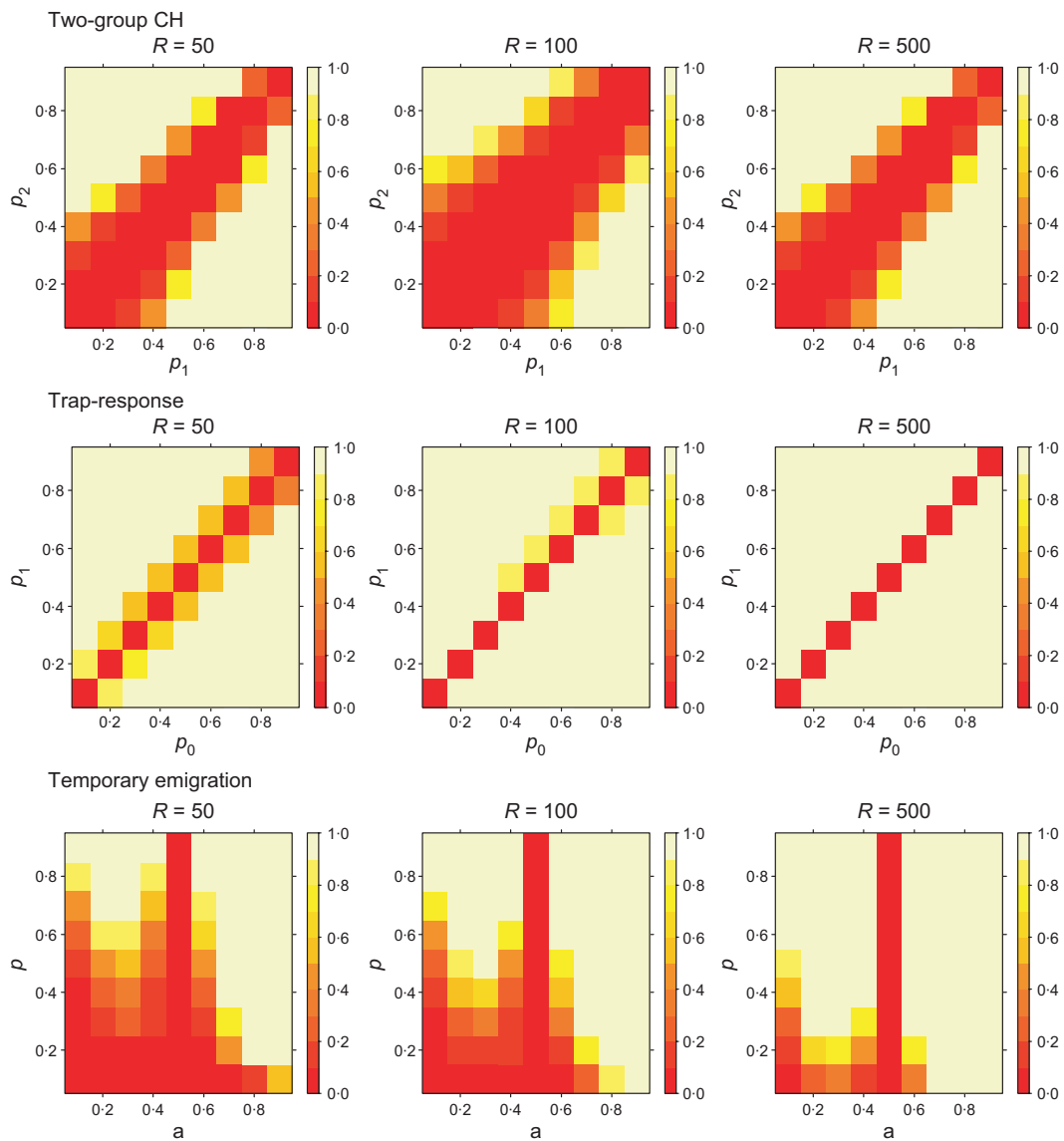
For Test 3.SR, the power was uniformly low for both trap-response and temporary emigration; for simplicity, we therefore present the results for just two-group CH. Figure 2 provides a summary of these results, again for a 10-year study in which  $R = 50, 100$  or  $500$  and  $\phi = 0.90$ . As for Test 2.CT, the power increases with both  $R$  and  $|p_1 - p_2|$ . Unlike Test 2.CT, however, the power decreases with  $p_1$  and  $p_2$  for a fixed value of  $|p_1 - p_2|$ . Thus, Test 3.SR might detect LOF caused by two-group CH in those cases where Test 2.CT does not, and vice versa.

### Bias in adult survival

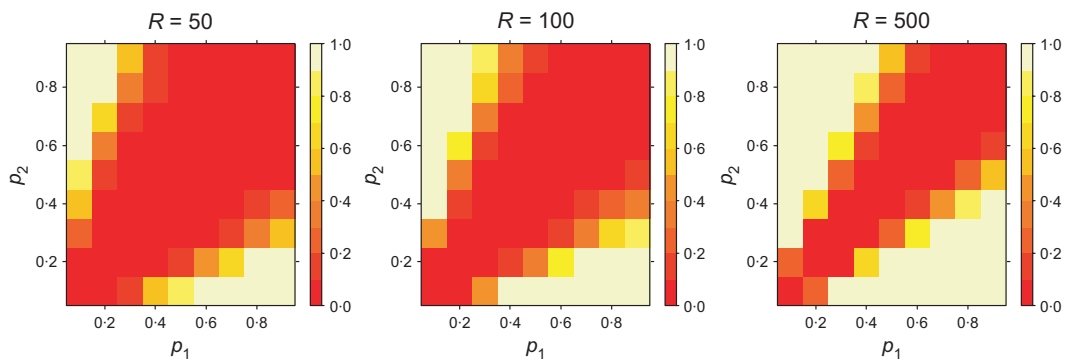
For each type of study discussed above, and for each type of CH, the bias  $B_\phi$  was estimated by the difference between the mean of  $\hat{\phi}$  (over the simulated data sets) and the true value of  $\phi$ . For all three types of CH,  $B_\phi$  is largely unaffected by the value of  $R$ ; for simplicity of presentation, we only present the results for  $R = 500$ . Figure 3 provides a summary of these results. For two-group CH, the bias is generally negative and gets worse as  $|p_1 - p_2|$  increases. In addition, it becomes worse as  $p_1$  and  $p_2$  decrease, for a fixed value of  $|p_1 - p_2|$ . For trap-response, the bias becomes worse as  $|p_0 - p_1|$  increases. When  $p_1 > p_0$ , the bias is negative, and vice versa. For temporary emigration, the bias is negative for  $a < 0.5$ , positive for  $a > 0.5$  and becomes worse as  $|a - 0.5|$  increases. Interestingly, there appears to be very little effect of  $p$  on the bias. Overall, the worst bias occurs when there is trap-response,  $p_1 > p_0$  and  $p_0$  is low.

To allow for the fact that the bias is likely to be of concern only when the power of Tests 2.CT and 3.SR is low, we then considered only those cases in which the power of both tests was  $< 0.5$ . Henceforth, we use the term 'undetected bias' as shorthand for 'bias that is likely to go undetected', in the sense implied by this criterion. We further reduced the number of cases by allowing for the fact that the standard error of  $\hat{\phi}$  ( $SE_\phi$ ) might be large enough to make the amount of bias irrelevant (Carothers 1973). Thus, we additionally restricted attention to those cases for which  $|B_\phi|/SE_\phi \geq 0.5$  (Burnham *et al.* 1987).

For trap-response, none of the cases satisfied all three criteria; for two-group CH and temporary emigration, Figure 4 shows the bias for the cases satisfying the criteria. For two-group CH, these cases correspond to moderate differences between  $p_1$  and  $p_2$ , as a small difference leads to  $|B_\phi|/SE_\phi < 0.5$  and a large difference to the power of the LOF tests being high (Figs 1 and 2). The bias is always negative and is worst ( $-0.038$ ), when  $R = 50$  and the capture probabilities are 0.2 and 0.6. For  $R = 100$ , the worst bias is  $-0.033$ , when one of the capture probabilities is 0.1 and the other 0.3; for  $R = 500$ , it is  $-0.013$ , when one of the capture probabilities is 0.1 and the other 0.2. For temporary emigration, the cases satisfying the three criteria generally correspond to lower values of  $a$  and  $p$ , particularly for higher values of  $R$ . The bias can be

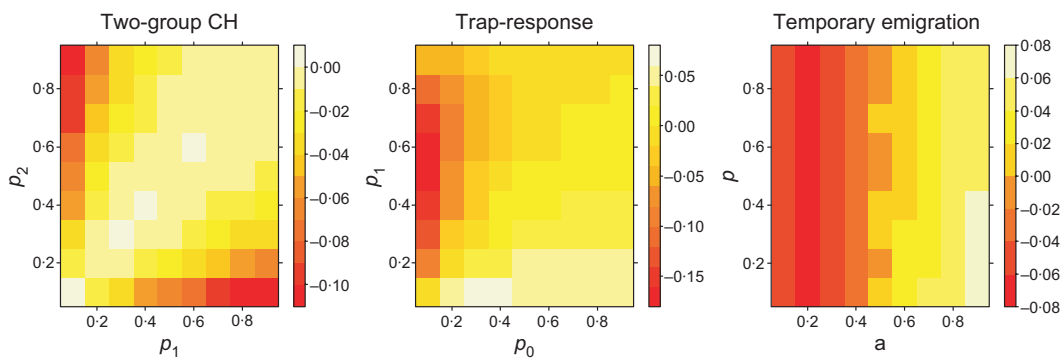


**Fig. 1.** Estimates of the power of Test 2.CT to detect LOF for three types of CH, for a 10-year study in which the number of individuals marked each year ( $R$ ) is 50, 100 or 500, and adult survival probability ( $\phi$ ) is 0.9.

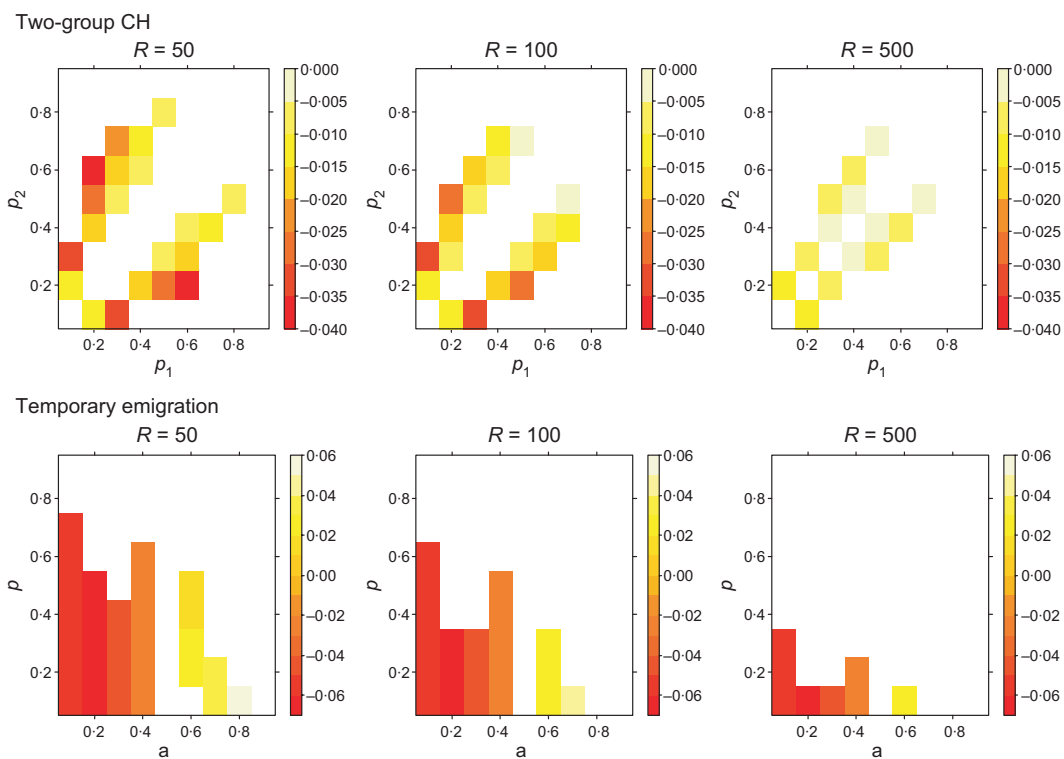


**Fig. 2.** Estimates of the power of Test 3.SR to detect LOF for two-group CH, for a 10-year study in which the number of individuals marked each year ( $R$ ) is 50, 100 or 500 and adult survival probability ( $\phi$ ) is 0.9.





**Fig. 3.** Estimates of  $B_\phi$  for three types of CH, for a 10-year study in which the number of individuals marked each year ( $R$ ) is 500 and adult survival probability ( $\phi$ ) is 0.9.



**Fig. 4.** Estimates of  $B_\phi$  for two types of CH, for a 10-year study in which the number of individuals marked each year ( $R$ ) is 50, 100 or 500 and adult survival probability ( $\phi$ ) is 0.9, for those cases where the estimated power of both Test 2.CT and Test 3.SR is  $< 0.5$ , and  $|B_\phi|/SE_\phi > 0.5$  (white indicates cases where these criteria are not satisfied).

positive or negative and is worst ( $-0.066$ ) when  $a = 0.2$  and  $p$  is low, the exact values of  $p$  depending on  $R$ . For  $R = 50$ , even when  $p = 0.5$ , the bias can be as much as  $-0.064$  ( $a = 0.2$ ), while for  $R = 100$ , it can be  $-0.057$  ( $a = 0.1$ ).

**Bias in asymptotic population growth rate**

In general, the bias in  $\hat{\lambda}$  ( $B_\lambda$ ) caused by bias in  $\hat{\phi}$  will depend on the form of the population model and the estimates of the other demographic parameters in the model, such as reproductive success, juvenile survival and age at first reproduction. To provide general guidance, we focus on a generic model for

which it is possible to obtain an analytical approximation to  $B_\lambda$  that depends only on the age at first reproduction ( $\alpha$ ), the ratio  $\phi/\lambda$  and  $B_\phi$ . The model involves a prebreeding census and contains  $\alpha - 1$  juvenile stages and an adult stage. Both adult survival and fertility are assumed to be independent of age, and fertility includes survival to age 1. For many long-lived species, dispersal of juveniles means that it is difficult to obtain age-specific estimates of survival prior to reaching maturity. The model therefore involves a single overall survival probability for the newborn and juvenile stages, which we denote as  $\phi_j$ . The  $\alpha \times \alpha$  projection matrix for the model is given by

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \dots & \dots & 0 & b\phi_J \\ \phi_J & 0 & \dots & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \phi_J & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & 0 & \phi_J & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \phi_J & \phi \end{bmatrix} \quad \text{eqn 1}$$

where  $b$  is the reproductive rate (newborns per adult). The dominant eigenvalue of  $A$  is our estimate of  $\lambda$ .

Assuming that the estimates of the other demographic parameters are unbiased, a first-order Taylor series approximation to  $B_\lambda$  is given by (Daley 1979)

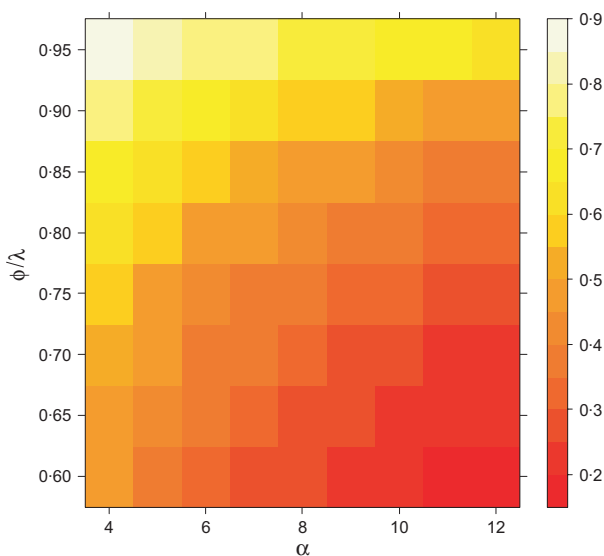
$$B_\lambda \approx s_\phi B_\phi \quad \text{eqn 2}$$

where  $s_\phi = \partial\lambda/\partial\phi$  is the sensitivity of  $\lambda$  to  $\phi$  (Caswell 2001), evaluated at the true values of the parameters. It is worth noting that  $B_\lambda \neq 0$  even when  $B_\phi = 0$  (Boyce 1977; Daley 1979), as  $\lambda$  is a nonlinear function of the demographic parameters, and eqn 2 ignores higher-order terms. However, as these terms are usually much smaller than  $s_\phi B_\phi$ , use of eqn 2 should be reliable (Houllier, Lebreton, & Pontier 1989).

For the model in eqn 1, we can write (Gaillard *et al.* 2005, Heppell *et al.* 2000)

$$s_\phi = \frac{\lambda}{\phi} \left(1 - \frac{\alpha}{T}\right) = \left(1 + (\alpha - 1) \left(1 - \frac{\phi}{\lambda}\right)\right)^{-1} \quad \text{eqn 3}$$

where  $T = \alpha + \frac{\phi}{\lambda - \phi}$  is generation time. Figure 5 shows the values of  $s_\phi$  for values of  $\alpha$  and  $\phi/\lambda$  that cover the range likely to apply to long-lived species. As can be deduced from the form of eqn 3,  $s_\phi$  is always positive, meaning that  $B_\lambda$  will have the same sign as  $B_\phi$ . In addition,  $s_\phi$ , and therefore  $B_\lambda$ , increases as  $\alpha$  decreases and as  $\phi/\lambda$  increases.



**Fig. 5.** Sensitivity ( $s_\phi$ ) of asymptotic population growth rate ( $\lambda$ ) to the value of adult survival probability ( $\phi$ ), versus age at first reproduction ( $\alpha$ ) and  $\phi/\lambda$ , using the population model in Eq. 1.

We can also use  $s_\phi$  to gauge the difference between the estimates of  $\lambda$  obtained from alternative estimates of  $\phi$ , i.e.

$$\hat{\lambda}_1 - \hat{\lambda}_2 \approx s_\phi (\hat{\phi}_1 - \hat{\phi}_2) \quad \text{eqn 4}$$

where  $\hat{\lambda}_i$  is the estimate of  $\lambda$  obtained using  $\hat{\phi}_i$  ( $i = 1, 2$ ).

### Examples

Undetected bias in  $\hat{\phi}$  might lead to non-negligible bias in  $\hat{\lambda}$ , which in turn could affect the management of a species. For example, we might think that the population is in decline ( $\lambda < 1$ ) when it is stable or growing ( $\lambda \geq 1$ ), and vice versa. We now consider two examples that illustrate these issues.

#### HECTOR'S DOLPHINS IN NEW ZEALAND

We illustrate the potential for bias in the presence of trap-response using a study of Hector's dolphin (*Cephalorhynchus hectori*). This species has been studied extensively around Banks Peninsula, New Zealand. The data we consider come from a long-term photo-ID survey of individually identifiable dolphins, i.e. captures are photographic (Slooten, Dawson, & Lad 1992; Dawson & Slooten 1993; Cameron *et al.* 1999). For individuals considered to be readily identifiable, the capture histories obtained over an eleven-year period are summarized in the m-array shown in Table 1.

Table 2 summarizes the LOF test results from U-CARE. Test 2. CT is clearly significant, and the overall test with this component removed shows no lack-of-fit, suggesting that we should fit a trap-response model. None of the other tests is close to significant. Note that the overall test is not quite significant at the 5% level. There appears to be no need to adjust for overdispersion: after removal of 2.CT, we have  $\hat{c} = 22.6/24 = 0.94$  (Pradel, Gimenez, & Lebreton 2005). The fact that use of a trap-response model is suggested does not necessarily imply a physical trap-response mechanism in this study (Appendix S1).

**Table 1.** M-array for the Hector's dolphin study, where zeros have been removed for ease of presentation

Year	Number captured	Year of first recapture									
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	8	3	1	1		1					
2	35		26	1			2	1		1	
3	46			31	2	3	3	1			
4	47				9	5	6	4	1	1	1
5	15					5	3	1			1
6	18						10	1	1	1	
7	31							17	2	1	1
8	37								15	4	5
9	23									11	4
10	19										10

**Table 2.** Summary of U-CARE LOF tests for the Hector's dolphin study

	df	$\chi^2$	<i>P</i>
2.CL	8	5.4	0.712
2.CT	8	21.5	0.006
3.SM	8	7.8	0.450
3.SR	8	9.4	0.311
Total	32	44.1	0.075
2.CT removed	24	22.6	0.542

**Table 3.** Comparison of models for the Hector's dolphin study

Model	$\Delta$ AICc	AICc Weight	np	Deviance
$(\phi, p_{t+n})$	0.0	0.991	12	655.7
$(\phi_t, p_{t+n})$	9.4	0.009	19	649.3
$(\phi, p_{t+m})$	34.0	0	12	689.7
$(\phi_t, p_{t+m})$	43.7	0	19	683.7
$(\phi, p_t)$	52.6	0	11	710.5
$(\phi_t, p_t)$	63.0	0	19	703.0

Following Pradel (1993), we consider a trap-response model in which the probability of capture in year *i* for individual *j* is modelled using

$$\text{logit}(p_{ij}) = \alpha_i + \beta x_{j,i-1}$$

where  $\alpha_i$  is a year-effect and  $x_{j,i-1}$  is set to 1 or 0 according to whether individual *j* was or was not captured in year *i* - 1 (*i* = 2, ..., 11). We fitted the model in Program Mark (White & Burnham 1999) by regarding the capture histories for the first 10 years as individual covariates. We denote this model  $(\phi_t, p_{t+n})$  or  $(\phi, p_{t+m})$ , according to whether  $\phi$  is time dependent or not.

The photo-ID survey is such that an individual can be captured more than once in a given year. It might be expected that an individual sighted many times within a year (when sighted at least once) has a higher capture probability than one sighted less often. This motivated Fletcher (1994) to suggest a modification of the above model, in which  $x_{j,i-1}$  is the number of times individual *j* was captured in year *i* - 1, which we denote as  $(\phi_t, p_{t+n})$  or  $(\phi, p_{t+n})$ , according to whether  $\phi$  is time dependent or not.

We consider a total of six models, as shown in Table 3. It is clear that allowing for trap-response improves the fit to the data and that the model  $(\phi, p_{t+n})$  provides the best fit. This gives  $\hat{\phi} = 0.907$  (95% CI: 0.847–0.945), compared with  $\hat{\phi} = 0.863$  (95% CI: 0.818–0.898) from the model  $(\phi, p_t)$ , a difference of 0.044. Based on the overall LOF test statistic, we might have concluded there was no LOF and set  $\hat{\phi} = 0.863$ .

Using eqn 3 with  $\alpha = 8$  (Slooten, Fletcher & Taylor 2000),  $\phi = 0.907$  and assuming that the true value of  $\lambda$  lies between 0.95 and 1.05, we find that  $s_\phi$  lies between 0.512 and 0.759. Use of eqn 4 then suggests that allowing for CH in the mark-recapture model will have increased  $\hat{\lambda}$  by between 0.023 and 0.033. If  $\hat{\lambda}$  is close to 1, this could mean estimating that the population is stable or increasing ( $\hat{\lambda} \geq 1$ ) rather than in decline ( $\hat{\lambda} < 1$ ).

## WOLVES IN FRANCE

We provide a further illustration of the potential for bias in the presence of CH with a study of wolves (*Canis lupus*). After near-extinction in western Europe at the end of the 19th century (Breitenmoser, 1998), wolves are recovering in areas with high human density, causing interactions with agricultural activities (Linnell 2001) and therefore raising management issues. We focus on data from a noninvasive study carried out in the French Alps by the ONCFS, the French National Game and Wildlife Agency. Identification of individuals was based on the genotyping of faecal samples (Taberlet & Luikart 1999). The data we consider consist of capture histories for 160 individuals, partitioned into 35 3-month intervals (from spring 1995 to autumn 2003), as summarized in the m-array in Table 4.

Table 5 summarizes the results of the LOF test results from U-CARE. Both Test 2.CT and 3.SR are clearly significant. There appears to be no need to adjust for overdispersion: after removal of 2.CT and 3.SR, we have  $\hat{c} = 50.9/55 = 0.93$ . As for the dolphin study, use of a trap-response model does not imply a physical trap-response mechanism. When dispersal of individuals is not random, CH can be induced by transients (Pradel, Cooch & Cooke 1995). Dispersing wolves travel long distances to find a mate (Mech & Boitani 2003), which could explain why test 3SR is significant. When Tests 2.CT and 3.SR are both significant, individual CH is suspected (Péron *et al.* 2010).

To allow for group-effect CH, we fitted a mixture model (Pledger 2000; Pledger, Pollock & Norris 2003) using the multi-event modelling framework developed by Pradel (2005; see also Pradel 2009) and implemented in E-SURGE (Choquet *et al.* 2009). We assume that there are two groups because dominant individuals are more likely to use faeces to mark their territories and are therefore more detectable than subordinates or dispersers. We also consider the possibility of an additive effect of season on capture probability (Cubaynes *et al.* 2010).

For simplicity of presentation, we consider the four time-independent models in Table 6. There is clearly a need to allow for an effect of both two-group CH and season on capture probability. The best model,  $(\phi, p_{h+s})$ , gives  $\hat{\phi} = 0.839$  (95% CI: 0.717–0.987), compared with  $\hat{\phi} = 0.680$  (95% CI: 0.615–0.880) from the model that considers only seasonal effects on capture probability,  $(\phi, p_s)$ , a difference of 0.159. Based on the overall LOF test statistic, we might have concluded that there was no LOF and set  $\hat{\phi} = 0.680$ .

Studies of North American populations suggest a mean age at first reproduction of 2 years and population growth rates between 0.90 and 1.58 (Fuller, Mech & Cochrane 2003). Using eqn 3 with  $\alpha = 2$ ,  $\phi = 0.839$  and  $\lambda$  between 0.90 and 1.58, we find that  $s_\phi$  lies between 0.936 and 1.644. Use of eqn 4 then suggests that allowing for CH in the mark-recapture model will have increased  $\hat{\lambda}$  by between 0.149 and 0.261. This is an even more striking example than the dolphin study of a situation in which we might estimate that the population is stable/increasing ( $\hat{\lambda} \geq 1$ ) rather than in decline ( $\hat{\lambda} < 1$ ).

Table 4. M-array for the wolves study, where zeros have been removed for ease of presentation

Year	Season	Occasion	Number captured	Occasion of first recapture																																		
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
1995	Spring	1	1																																			
	Summer	2		1																																		
	Autumn	3			1																																	
	Winter	4				3																																
1996	Spring	5	6																																			
	Summer	6				2																																
	Autumn	7	5				1																															
	Winter	8	1					1																														
1997	Spring	9	15						6		1	2	3																									
	Summer	10	8							4																												
	Autumn	11	2																																			
	Winter	12	16										10	2	1																							
1998	Spring	13	18										6	2																								
	Summer	14	9										3	1	3																							
	Autumn	15	10											5																								
	Winter	16	12												5																							
1999	Spring	17	15																																			
	Summer	18	7																																			
	Autumn	19	12																																			
	Winter	20	15																																			
2000	Spring	21	6																																			
	Summer	22	10																																			
	Autumn	23	8																																			
	Winter	24	15																																			
2001	Spring	25	16																																			
	Summer	26	13																																			
	Autumn	27	14																																			
	Winter	28	33																																			
2002	Spring	29	22																																			
	Summer	30	10																																			
	Autumn	31	31																																			
	Winter	32	37																																			
2003	Spring	33	24																																			
	Summer	34	19																																			

**Table 5.** Summary of U-CARE LOF tests for the wolf study

	df	$\chi^2$	P
2.CL	30	27.9	0.576
2.CT	31	64.4	0.0004
3.SM	25	23.0	0.579
3.SR	29	65.4	0.0001
Total	115	180.7	0.0001
3.SR removed	55	50.9	0.631

**Table 6.** Comparison of models for the wolves study. For all models, the survival probability is constant. For the capture probability,  $p$  indicates use of a single capture probability,  $p_h$  indicates a two-group capture heterogeneity (CH) effect,  $p_s$  indicates a season effect and  $p_{h+s}$  indicates an additive effect of two-group CH and season

Model	$\Delta\text{AICc}$	AICc Weight	np	Deviance
$(\phi, p_{h+s})$	0.0	0.999	7	1228.9
$(\phi, p_h)$	25.4	0	4	1260.3
$(\phi, p_s)$	127.9	0	5	1360.8
$(\phi, p)$	147.1	0	2	1386.1

## Discussion

Previous work on the potential for CH to cause bias in the estimate of survival probability obtained from a CJS model (Carothers 1979) has suggested that this bias will be small, especially compared with that which occurs when estimating abundance. One of the aims of this paper was to reconsider this issue in the context of management decisions for long-lived species, for which estimation of the asymptotic population growth rate is highly sensitive to the estimate of adult survival probability.

For both of our examples, ignoring CH leads to the underestimation of adult survival probability and therefore of the asymptotic population growth rate. In both cases, the amount of underestimation was such that we could have reached different conclusions about the status of the population, compared with an analysis that allowed for CH. Our results suggest that undetected CH will generally lead to the asymptotic growth rate being underestimated, except when there is a high level of temporary emigration and the capture probability is low (Fig. 4), when it will tend to be overestimated.

We have focussed on the case where the estimate of adult survival is used in a deterministic, density-independent population model to estimate the asymptotic population growth rate. We would expect our results to still apply if we were to fit a population model, similar to the one used here, directly to all the available data.

Both of our examples involve noninvasive sampling (photography and DNA samples), a situation that can lead to misidentification of individuals. For the dolphin example, this issue was addressed by considering only the data for individuals that satisfied criteria concerning their identifiability (Slooten, Dawson & Lad 1992). A similar approach was used in the wolf example; genotypes with a mean 'quality index' less than a specified threshold were not used in the analysis. In addition, when using DNA samples, it is possible to allow for

misidentification using modelling techniques (Lukacs & Burnham 2005; Wright *et al.* 2009). A related issue is that CH can sometimes be avoided by the use of an appropriate sampling design; Ebert *et al.* (2010) provided an example in which intense sampling effort on a small study area with few sampling occasions led to CH being less likely to be detected. It is worth noting that in the context of abundance estimation, use of a mixture model to allow for individual CH (Pledger, Pollock & Norris 2003) can sometimes lead to identifiability issues (Holzmann, Munk & Zucchini 2006).

For three common types of CH, our results have highlighted those situations where undetected bias might be high enough to cause a substantial bias in the estimate of asymptotic population growth rate. We could have used a higher threshold value for the power criterion, such as 0.8, which would have led to even more cases and more extreme levels of bias. Likewise, we chose to consider only those cases where the bias in the estimate was at least half its standard error. If we had chosen a higher threshold, the results would be similar in terms of the extreme levels of bias. With the chosen criteria, our results suggest that trap-response will cause little problem, as the power of Test 2.CT to detect it is generally high, even for smaller studies, and fitting a trap-response model should lead to an estimate that is almost unbiased. Two-group CH can lead to substantial undetected bias when the capture probabilities are low. Likewise, temporary emigration can do so when the rate of emigration is low, and for smaller studies this can occur even when the capture probability is reasonably high.

Throughout the paper, we have focussed on well-established LOF tests for detecting CH. More recently, directional components of Tests 2.CT and 3.SR have been developed (Pradel, Gimenez & Lebreton 2005). These show promise and are currently being investigated to derive new procedures for detecting heterogeneity. One could also consider detecting group-effect CH directly by comparing the fit of a mixture model (Pledger, Pollock & Norris 2003; Cubaynes *et al.* 2010; Marescot *et al.* in press) with several groups to one with a single group.

## Acknowledgements

DF was supported by a travel grant provided by the Royal Society of New Zealand. OG and LM were supported by a grant from the French Research National Agency (ANR), reference ANR-08-JCJC-0028-01. The authors are grateful to the French National Game and Wildlife Agency (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) for use of the wolf data.

## References

- Anderson, D.R., Burnham, K.P. & White, G.C. (1994) AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology*, **75**, 1780–1793.
- Boyce, M.S. (1977) Population growth with stochastic fluctuations in the life table. *Theoretical Population Biology*, **12**, 366–373.
- Breitenmoser, U. (1998) Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation*, **83**, 279–289.
- Buckland, S.T., Newman, K.B., Fernández, C., Thomas, L. & Harwood, J. (2007) Embedding population dynamics models in inference. *Statistical Science*, **22**, 44–58.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & Pollock, K.H. (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph* Number 5 Bethesda, Maryland, USA, p. 215.

- Cameron, C., Barker, R., Fletcher, D., Slooten, E. & Dawson, S. (1999) Modelling Survival of Hector's Dolphins around Banks Peninsula, New Zealand. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, **4**, 1–10.
- Carothers, A.D. (1973) The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics*, **29**, 79–100.
- Carothers, A.D. (1979) Quantifying unequal catchability and its effect on survival estimates in an actual population. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 863–869.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*, 2nd edn. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-RECAPTURE data. *Ecography*, **32**, 1071–1074 (Version 2.2).
- Cormack, R.M. (1972) The logic of capture-recapture estimates. *Biometrics*, **28**, 337–343.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A.-M., Poillot, C., Taberlet, P. & Gimenez, O. (2010) Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of French wolves. *Conservation Biology*, **24**, 621–626.
- Daley, M.S. (1979) Bias in estimating the Malthusian parameter for Leslie matrices. *Theoretical Population Biology*, **15**, 257–263.
- Dawson, S.M. & Slooten, E. (1993) Conservation of Hector's dolphins, The case and process which led to the establishment of the Banks Peninsula Marine Mammal Sanctuary. *Aquatic Conservation*, **3**, 207–221.
- Devineau, O., Choquet, R. & Lebreton, J.-D. (2006) Planning capture-recapture studies: straightforward precision, bias and power calculations. *Wildlife Society Bulletin*, **34**, 1028–1035.
- Ebert, C., Knauer, F., Storch, I. & Hohmann, U. (2010) Individual heterogeneity as a pitfall in population estimates based on non-invasive genetic sampling: a review and recommendations. *Wildlife Biology*, **16**, 225.
- Fletcher, D. (1994) A mark-recapture model in which sighting probability depends on the number of sightings on the previous occasion. *Statistics in Ecology and Environmental Monitoring* (eds D. Fletcher & B.F.J. Manly), pp. 105–110. Otago University Press, Dunedin.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. (2003) Wolf population dynamics. *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation* (eds L.D. Mech & L. Boitani), pp. 161–191. University of Chicago Press, Chicago.
- Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Lebreton, J.-D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D. & Allaine, D. (2005) Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *American Naturalist*, **166**, 119–123.
- Gilbert, R.O. (1973) Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics*, **29**, 501–526.
- Heppell, S., Caswell, H. & Crowder, L.R. (2000) Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, **81**, 654–665.
- Hines, J.E. & Nichols, J.D. (2002) Investigations of potential bias in the estimation of  $\lambda$  using Pradel's (1996) model for capture-recapture data. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 573–587.
- Holzmann, H., Munk, A. & Zucchini, Z. (2006) On identifiability in capture-recapture models. *Biometrics*, **62**, 934–935.
- Houllier, F., Lebreton, J.-D. & Pontier, D. (1989) Sampling properties of the asymptotic behaviour of age- or stage-grouped population models. *Mathematical Biosciences*, **95**, 161–177.
- Hwang, W.-H. & Chao, A. (1995) Quantifying the effects of unequal catchabilities on Jolly-Seber estimators via sampling coverage. *Biometrics*, **51**, 128–141.
- Lebreton, J.-D. (1995) The future of population dynamic studies using marked individuals: a statistician's perspective. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 1009–1030.
- Lebreton, J.-D. & Clobert, J. (1991) Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. *Bird population studies: their relevance to conservation and management* (eds C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hiron), pp. 105–125. Oxford University Press, Oxford.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.
- Linnell, J. (2001) Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Animal Conservation*, **4**, 345–349.
- Lukacs, P.M. & Burnham, K.P. (2005) Estimating population size from dna-based closed capture-recapture data incorporating genotyping error. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 396.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L. & McDonald, T.L. (1999) The robustness of mark-recapture methods: A case study for the Northern Spotted Owl. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **4**, 78–101.
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C. & Gimenez, O. (2011) Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecological Applications* (doi:10.1890/10-2321.1).
- Mech, L.D. & Boitani, L. (2003) Wolf social ecology. *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation* (eds L.D. Mech & L. Boitani), pp. 1–34. University of Chicago Press, Chicago.
- Nichols, J.D. & Pollock, K.H. (1983) Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, **64**, 253–260.
- Péron, G., Crochet, P.-A., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J.-D. & Gimenez, O. (2010) Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos*, **119**, 524–532.
- Pledger, S. (2000) Unified maximum likelihood estimates for closed capture-recapture models using mixtures. *Biometrics*, **56**, 434–442.
- Pledger, S., Pollock, K.H. & Norris, J.L. (2003) Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. *Biometrics*, **59**, 786–794.
- Pledger, S., Pollock, K.H. & Norris, J.L. (2010) Open capture-recapture models with heterogeneity: II. Jolly-Seber model. *Biometrics*, **66**, 883–890.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D. & Hines, J.E. (1985) Goodness of fit tests for open capture-recapture models. *Biometrics*, **41**, 399.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C. & Hines, J.E. (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, **107**, 1–97.
- Pradel, R. (1993) Flexibility in Survival Analysis from Recapture Data: Handling Trap-Dependence. *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (eds J.-D. Lebreton & P. North), pp. 29–37. Birkhäuser, Basel.
- Pradel, R. (1996) Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703–709.
- Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–447.
- Pradel, R. (2009) The stakes of capture-recapture models with state uncertainty. *Modeling Demographic Processes in Marked Populations* (eds D.L. Thomson, E.G. Cooch & M.J. Conroy), pp. 781–795. Springer, New York.
- Pradel, R., Cooch, E.G. & Cooke, F. (1995) Transient animals in a resident population of snow geese: local emigration or heterogeneity? *Journal of Applied Statistics*, **22**, 695–710.
- Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.-D. (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28**, 189–204.
- Pradel, R., Hines, J.E., Lebreton, J.-D. & Nichols, J.D. (1997) Capture-Recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, **53**, 60–72.
- Prévot-Julliard, A.C., Lebreton, J.-D. & Pradel, R. (1998) Re-evaluation of adult survival of Black-headed Gulls (*Larus ridibundus*) in presence of recapture heterogeneity. *The Auk*, **115**, 85–95.
- Russell, R.W. (1999) Comparative demography and life history tactics of seabirds: implications for conservation and marine monitoring. *Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals*. (ed. J.A. Musick). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA, 51–69.
- Schaub, M., Gimenez, O., Sierro, A. & Arlettaz, R. (2007) Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conservation Biology*, **21**, 945–955.
- Slooten, E., Dawson, S.M. & Lad, F. (1992) Survival rates of photographically identified Hector's dolphins from 1984 to 1988. *Marine Mammal Science*, **8**, 327–343.
- Slooten, E., Fletcher, D. & Taylor, B. (2000) Taking Account of Uncertainty in Management: Is Hector's Dolphin at Risk due to Mortality in Gillnet Fisheries? *Conservation Biology*, **14**, 1264–1270.
- Stromborg, K.L., Grue, C.E., Nichols, J.D., Hepp, G.R., Hines, J.E. & Bourne, H.C. (1988) Postfledging survival of European starlings exposed as nestlings to an organophosphorus insecticide. *Ecology*, **69**, 590–601.
- Taberlet, P. & Luikart, G. (1999) Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of The Linnean Society*, **68**, 41–55.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**, 120–139.
- Wright, J.A., Barker, R.J., Schofield, M.R., Frantz, A.C., Byrom, A.E. & Gleeson, D.M. (2009) Incorporating genotype uncertainty into mark-recapture-type models for estimating abundance using DNA samples. *Biometrics*, **65**, 833–833.

Received 31 March 2011; accepted 10 June 2011  
Handling Editor: Robert Freckleton

### **Supporting Information**

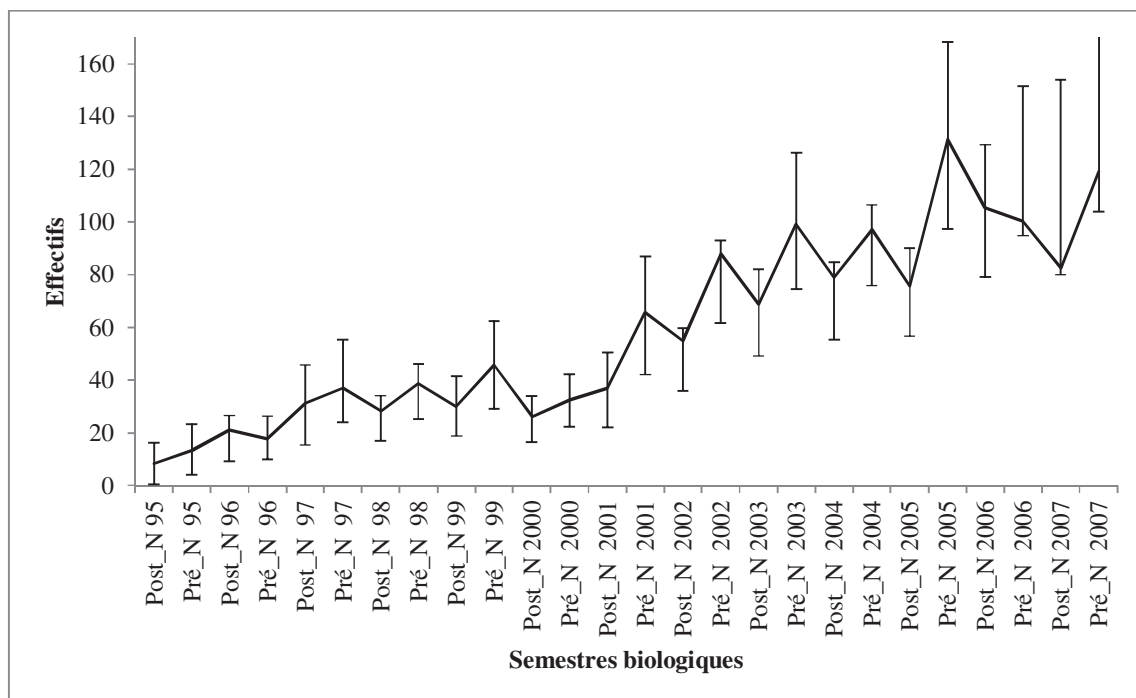
Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Appendix S1.** Mechanisms and models for capture heterogeneity.

As a service to our authors and readers, this journal provides supporting information supplied by the authors. Such materials may be re-organized for online delivery, but are not copy-edited or typeset. Technical support issues arising from supporting information (other than missing files) should be addressed to the authors.

## ANNEXE B : ESTIMATION DES EFFECTIFS ET DU TAUX DE CROISSANCE AVE LES DONNEES 2007

Nous avons appliqué les mêmes modèles de mélanges du Chapitre 2 qui incluent deux classes de détection différentes sur les données mises à jour en 2007. Nous avons, cette fois, décidé de représenter les années selon la biologie de l'espèce et de couper les semestres d'octobre à mars pour la période avant la naissance des louveteaux et d'avril à septembre pour la période des naissances et de l'élevage des petits, période à laquelle la meute est moins mobile. Le meilleur modèle montre de nouveau un effet de l'hétérogénéité sur la survie et une détection plus forte pendant la période prénatale pendant laquelle la meute est plus mobile. Nous avons retrouvé les mêmes variations d'effectifs au cours du temps (jusqu'à 2003) que dans Cubaynes et al. 201 (Figure 1).



**Figure 3** : Moyenne et intervalle de confiance des effectifs de la population de loups dans les Alpes Françaises de 1995 à 2003. Post\_N 95 signifie la période post natale d'Avril à Septembre 1995 et Pré\_N 95 est associé à la période avant la naissance des louveteaux de l'année qui suit. Il s'agit donc de la période allant d'octobre 1995 à fin mars 1996.



Nous avons également réactualisé les analyses du taux de croissance avec les données mises à jour en 2007. Les meilleurs modèles obtenus des analyses séparées de la survie et de la séniorité considéraient toujours un effet additif de l'hétérogénéité et du semestre biologique sur la probabilité de détection. Ces analyses séparées de la survie et de la séniorité ont montré en particulier un effet additif de l'HID et du semestre biologique sur la probabilité de survie, et un effet additif de l'HID et du temps sur la séniorité (Tableau 1 et 2). L'actualisation des données jusqu'à 2007, nous révèle donc des variations du taux de recrutement au cours du temps. L'analyse jointe du taux de croissance n'a, par contre, pas montré d'effet temporel sur le taux de croissance, seulement un effet semestriel (Tableau 1 et 2).

**Tableau 1** : Sélection de modèle de l'analyse séparée de la séniorité et de la survie et de l'analyse jointe du taux de croissance. L'indice s se réfère à un effet semestriel, y à un effet année, t à un effet semestriel au cours du temps et het à de l'hétérogénéité individuelle de détection

<b>Analyse de séniorité de 1994 à 2007</b>				
Modèle	Np	AIC	AICc	Poids AICc
$\gamma_{het+t}, P_{s+het}$	31	1815,59	1818,52	0,8945
$\gamma_{het}, P_{t+het}$	30	1820,97	1823,70	0,0669
$\gamma_{t+het}, P_{t+het}$	31	1822,03	1824,95	0,0359
$\gamma_{s+het}, P_{s+het}$	7	1831,77	1831,93	0,0011
$\gamma_{y+het}, P_{y+het}$	30	1832,74	1835,48	0
<b>Analyse de survie de 1994 à 2007</b>				
Modèle	Np	AIC	AICc	Poids d' AICc
$\phi_{het+s}, P_{s+het}$	7,00	1653,37	1653,80	0,69
$\phi_{het}, P_{s+het}$	6,00	1655,37	1655,68	0,27
$\phi_{het+s}, P_{het}$	7,00	1659,12	1659,43	0,04
$\phi_{het+y}, P_{s+het}$	19,00	1664,12	1667,11	0,00
$\phi_{het}, P_{het}$	5,00	1671,13	1671,35	0,00
<b>Analyse jointe</b>				

Modèle	Np	AIC	AICc	Poids d'AICc
$\phi_s, p_{het}, \gamma_s, \alpha, \pi$	7	582	582.44	0.401
$\phi, p_{het+b}, \gamma_s, \alpha, \pi$	32	568	582.6	0.373
$\phi, p_{het+s}, \gamma_s, \alpha, \pi$	8	583	583.68	0.217
$\phi_s, p_{s+het}, \gamma_y, \alpha, \pi$	20	590	593.32	0.002
$\phi_s, p_{t+het}, \gamma_y, \alpha, \pi$	45	579	597.15	0
$\phi_s, p_{het}, \gamma_b, \alpha, \pi$	31	605	613.19	0
$\phi_s, p_{het+s}, \gamma_b, \alpha, \pi$	32	607	615.76	0

**Tableau 2 :** Estimation et intervalles de confiance des paramètres démographiques et des probabilités de détection obtenues des meilleurs modèles des analyses séparées de la probabilité de survie et de la séniorité et de l'analyse jointe du taux de croissance (voir aussi Tableau 3 de l'Article 1).

	Paramètres	Detectabilité faible	Detectability haute
Analyse de survie ( $\phi_{het+s}, p_{het+s}$ )	Proportion, $\pi$	0.79 (0.68–0.87)	0.21 (0.13–0.323)
	Survie, $\phi$		
	Octobre–Mars	0.64 (0.51–0.75)	0.93 (0.85–0.97)
	Avril–Septembre	0.91 (0.58–0.98)	0.99 (0.89–1.00)
	Capture, $p$		
	Octobre–Mars	0.30 (0.22–0.39)	0.68 (0.61–0.74)
Avril–Septembre	0.22 (0.15–0.29)	0.58 (0.50–0.65)	
Analyse de séniorité ( $\gamma_{het+t}, p_{s+het}$ )	Seniorité, $\gamma$		
	par occasion $t$	de 0.14 (0.03–0.42) à 0.99 (0.98–1)	de 0.48(0.19–0.79) à 0.99(0.99–1)
	Capture $p$		
	Octobre-Mars	0.30(0.22-0.40)	0.69(0.62-0.75)
Avril-Septembre	0.21(0.15-0.30)	0.58(0.52-0.65)	
Analyse jointe ( $\phi_s, p_{het}, \gamma_s$ )	Survie, $\phi$ (Oct-Mars)	0.97 (0.86–1)	
	Survie (Avril-Sept)	0.99(0.88-1)	
	Seniorité, $\gamma$ (Oct-Mars)	0.97(0.89-1)	
	Seniorité, $\gamma$ (Avril-Sept)	0.93(0.84-1)	
	<b>Taux de croissance, <math>\lambda</math></b>		
	(Oct-Mars)	1.02 (0.88-1.15)	
	(Avril-Sept)	1.049(0.91-1.18)	
	Annuel	1.071 (0.85-1.3)	
Capture, $p$	0.10 (0.023–0.18)	0.58 (0.49–0.665)	

## ANNEXE C

---

GIMENEZ, O., ABADI, F., BARNAGAUD, J-Y., BLANC, L., BUORO, M., CUBAYNES, S., DESPREZ, M., GAMELON, M., GUILHAUMON, F., LAGRANGE, P., MADON, B., MARESCOT, L., PAPADATOU, E., PAPAÏX, J., PERON, G., AND SERVANTY, S. (2012).

HOW CAN QUANTITATIVE ECOLOGY BE ATTRACTIVE TO YOUNG SCIENTISTS? BALANCING COMPUTER/DESK WORK WITH FIELD WORK.

---

## LETTER TO THE EDITOR

**How can quantitative ecology be attractive to young scientists? Balancing computer/desk work with fieldwork**

O. Gimenez<sup>1</sup>, F. Abadi<sup>1</sup>, J.-Y. Barnagaud<sup>2</sup>, L. Blanc<sup>1</sup>, M. Buoro<sup>3</sup>, S. Cubaynes<sup>4</sup>, M. Desprez<sup>5</sup>, M. Gamelon<sup>1,6,7</sup>, F. Guilhaumon<sup>8</sup>, P. Lagrange<sup>1,9</sup>, B. Madon<sup>10</sup>, L. Marescot<sup>1</sup>, E. Papadatou<sup>11</sup>, J. Papaix<sup>12,13</sup>, G. Péron<sup>14,15</sup> & S. Servanty<sup>14,15</sup>

1 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, campus CNRS, Montpellier, France

2 Institut National pour la Recherche Agronomique, UMR BIOGECO, Cestas, France

3 Department of Environmental Science, Policy, and Management, University of California, Berkeley, CA, USA

4 Department of Life Sciences, Imperial College London, Berkshire, UK

5 Marine Mammal Research Group, Graduate School of Environment, Macquarie University, North Ryde, Australia

6 Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Villeurbanne, France

7 Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Cervidés Sangliers, Châteauvillain, France

8 'Rui Nabeiro' Biodiversity Chair, CIBIO – Universidade de Évora. Casa Cordovil, Rua Dr. Joaquim Henrique da Fonseca, Évora, Portugal

9 Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, Canada

10 Boomerang for Earth Conservation, Antony, France

11 D. Vernardou 14, Athens, Greece

12 Biologie et Gestion des Risques en Agriculture, UMR 1290, INRA-AgroParisTech, Thiverval-Grignon, France

13 Mathématiques et Informatique Appliquées, UR 341, INRA, Jouy-en-Josas, France

14 U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD, USA

15 Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, 1484 Campus Delivery – Colorado State University, Fort Collins, CO, USA

**Correspondence**

Olivier Gimenez, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, Campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

Email: olivier.gimenez@cefe.cnrs.fr

Received 20 July 2012; accepted 23 August 2012

doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00597.x

If we want science to be credible and useful for citizens, the effectiveness of our actions for the conservation of biodiversity needs to be evaluated. As Possingham (2012) points out, there is a critical lack of such empirical evaluations, and one of the reasons for this is that the related work is essentially computer-/desk-based and much less 'sexy' than fieldwork. As a consequence, we fail to attract young researchers to do the job, and even if we manage to do so, it is difficult to have them stay in the area.

We warmly welcome analytic activities, as we are analysts ourselves. As Possingham (2012) points out, there are numerous and huge existing datasets improperly or never analyzed. Tremendous methodological developments have been made over the past few years (e.g. allowing the combination of diverse and sparse sources of information; Schaub *et al.*, 2007; Ovaskainen & Soininen, 2011), which can help us to improve our conservation decisions. Therefore, we should seriously consider the idea of (re)analyzing existing data.

We generally find ourselves more optimistic than Possingham (2012) as ecology and conservation biology have

become more quantitative over recent years. There is an increasing number of workshops in quantitative ecology, conferences in mathematical and statistical ecology, working groups [e.g. under the positive influence of the National Center for Ecological Analysis & Synthesis, and its recently born French baby Centre de Synthèse et d'Analyse sur la Biodiversité ([www.cesab.org](http://www.cesab.org))], methodological journals (such as *Methods in Ecology and Evolution*) and ecological journals willing to publish methodological papers. Importantly, young scientists are becoming more and more involved in these activities. Despite this trend, Possingham (2012) asks 'why are not there a hundred more analyses (of existing datasets to inform future actions) every year?' We suspect that it might be due to too little dialog between field practitioners and quantitative ecologists. Our efforts should be devoted to fill in this gap, and the involvement of field practitioners in scientific projects should be promoted. Social sciences have a role to play in that respect to help in improving interdisciplinary practices.

This being said, the question still remains. How to attract young scientists to quantitative ecology? Our point here is to

share a practice we have encouraged in our group that might help in having young scientists enjoying computer and desk work. We actually take the opposite view to the challenging Possingham's (2012) 'proclamation that conservation needs more analysts, not more field data' (which, he says, 'invariably elicits a hostile reception among field ecologists'); let's collect data, and try to balance quantitative ecology with fieldwork.

We will not reiterate the reasons why collecting data is so important, as it has been done elsewhere (e.g. Clutton-Brock & Sheldon, 2010; Magurran *et al.*, 2010). Rather, we would like to share the viewpoint of young scientists (sadly excluding the first author) working in quantitative ecology, with a training in methodology or biology and with some or regular fieldwork practice.

Collecting data and spending time in the field is essential to better understand our study systems. The more we understand the ins and outs of a project and what the stakes are, the more we become keen on investing time and being involved in analyses. Fieldwork experience is crucial to remain biologically relevant and build realistic models as it is the best way to grasp important features of species biology. On the other hand, simply collecting data says nothing. Some may be terrified when it comes to data analysis, as it is well known within the scientific community (e.g. Van Emden, 2008). Being out in the field allows 'feeling' our study animals or plants as well as 'seeing' the data. We can then objectively confirm our assumptions and share our knowledge in a more objective and therefore convincing way. Among existing conservation programs, those adopting the adaptive management framework in which iterative decisions are made in the presence of uncertainty (e.g. Walters, 1986; McCarthy & Possingham, 2007; Runge, 2011) are perfect case studies for young scientists to be involved in the whole process of monitoring, modeling and evaluating. Even if the entire adaptive management process cannot be implemented, the underlying conceptual framework of structured decision making (Gregory *et al.*, 2012) remains motivating: information has a value, and in most cases, the optimal allocation of resources includes both continued monitoring and conservation actions (Nichols & Williams, 2006).

If we want students to become analysts, we need to train them in an adequate and motivating way. We therefore call for a revision of quantitative ecology teaching, through the development of more interdisciplinary programs at the undergraduate and graduate levels that would mix modeling, ecology and field practice. In that spirit, a relevant approach has recently been advocated for research programs in which biologists and modelers interact at all stages of a study, from initial model formulation and field study design to data collection and analysis (Restif *et al.*, 2012). Such a framework has the potential to help address the 'serious disconnections between the quantitative nature of ecology, the quantitative skills we expect of ourselves and our students, and how we teach and learn quantitative methods' pointed out by Ellison & Dennis (2010). In Switzerland, for example, undergraduate

students are taught a one-semester population dynamics course with practical in the summer, during which they are expected to collect data and analyze them. Another example is in Québec where students have typically done two seasons of fieldwork when entering a PhD program. They are therefore highly motivated to use and develop analytical tools to make the best use of the valuable data they have contributed to collect in the field. Knowing the value of data, they seem keener on spending less time in the field and more behind a computer. This integrated training might prove difficult to set up in some countries (e.g. France) where there is a pressure to limit the duration of Master's internships and PhDs, thereby decreasing the opportunities for fieldwork experience in favor of quantitative topics based on existing data. For our proposal to be most effective, all students should be given the opportunity to work in quantitative ecology.

Quantitative conservation biology involves some exciting interconnected aspects of a scientist's job from designing field protocols and experiments, collecting and analyzing data, conceiving and building models, and assessing responses to management and conservation actions. To encourage young scientists embracing this richness, let's send them on the field!

## Acknowledgements

This is a contribution of the 'boulet' team.

## References

- Clutton-Brock, T. & Sheldon, B.C. (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 562–573.
- Ellison, A.M. & Dennis, B. (2010). Paths to statistical fluency for ecologists. *Front. Ecol. Environ.* **8**, 362–370.
- Gregory, R., Failing, L., Harstone, M., Long, G., McDaniels, T. & Ohlson, D. (2012). *Structured decision making: a practical guide to environmental management choices*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Rognvald, I.S., Somerfield, P.J. & Watt, A.D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 574–582.
- McCarthy, M.A. & Possingham, H.P. (2007). Active adaptive management for conservation. *Conserv. Biol.* **21**, 956–963.
- Nichols, J.D. & Williams, B.K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 668–673.
- Ovaskainen, O. & Soininen, J. (2011). Making more out of sparse data: hierarchical modeling of species communities. *Ecology* **92**, 289–295.
- Possingham, H. (2012). How can we sell evaluating, analyzing and synthesizing to young scientists. Commentary. *Anim. Conserv.* **15**, 229–230.

- Restif, O., Hayman, D.T.S., Pulliam, J.R.C., Plowright, R.K., George, D.B., Luis, A.D., Cunningham, A.A., Bowen, R.A., Fooks, A.R., O'Shea, T.J., Wood, J.L.N. & Webb, C.T. (2012). Model-guided fieldwork: practical guidelines for multidisciplinary research on wildlife ecological and epidemiological dynamics. *Ecol. Lett.* **15**, 1083–1094.
- Runge, M.C. (2011). An introduction to adaptive management for threatened and endangered species. *J. Fish Wildl. Manage.* **2**, 220–233.
- Schaub, M., Gimenez, O., Siero, A. & Arlettaz, R. (2007). Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conserv. Biol.* **21**, 945–955.
- Van Emden, H.F. (2008). *Statistics for terrified biologists*. Oxford: Blackwell Publishing, Ltd.
- Walters, C.J. (1986). *Adaptive management of renewable resources*. New York: Macmillan Publishing Company.