

26 meutes de loups suivies en 2020 dans les Alpes et Préalpes françaises

Résultats, analyse et perspectives

Roger MATHIEU¹ et al.

1- Coordinateur du Groupe PP Alpes, référent loup FRAPNA Drôme et co-référent loup FNE AuRA
rogermathieu1@gmail.com

Résumé : L'auteur coordonne un groupe d'une vingtaine de naturalistes (Groupe PP Alpes) qui, en 2020, ont suivi 26 meutes de loups réparties sur 7 départements situés à l'Est du Rhône et représentant un peu plus du quart des meutes françaises. Les résultats présentés concernent le nombre de louveteaux, la taille des meutes, la période de mise bas et le taux de persécution.

La taille moyenne des meutes (*hors louveteaux de l'année*) est de **3,2** (N = 18) – Intervalle de confiance à 95 % (IC95) : 2,7 à 3,7 ; maximum : 6 individus. Le nombre moyen de louveteaux observés entre juin et décembre est de **5,2** (N = 18) – (IC95) : 4,4 à 6 ; maximum 9 (reproduction simple).

La période de mise bas a pu être approchée pour 6 meutes et dans tous les cas elle se situe en mai.

Une meute sur deux (50%) est victime de tirs dérogatoires létaux et/ou de phénomènes inquiétants permettant de suspecter un ou plusieurs actes de braconnage.

4 meutes (15 %) ont fait l'objet de tirs dérogatoires létaux et tous ont été particulièrement meurtriers.

5 meutes (20 %) ne se sont pas reproduites en 2020, du fait de tirs dérogatoires et/ou de braconnage possible ou fortement suspecté.

Compte tenu de la taille de l'échantillon et du caractère aléatoire de l'échantillonnage, l'auteur propose une extrapolation des résultats à l'ensemble des meutes vivant sur le territoire national.

Une approche chiffrée de la réalité du braconnage en France, en 2020, fournit un taux de mortalité annuel compris entre 15 et 20 % (87 à 116 loups victimes, annuellement, d'actes de braconnage) soit un niveau équivalent au taux d'abattage annuel légal.

À court terme, on doit s'attendre à un taux annuel de mortalité, toutes causes confondues, dépassant les 50 %. Dans ces conditions, si ce taux se confirme et en l'absence d'un effet source-puits exceptionnellement puissant, on ne voit pas comment la population des loups de France pourrait échapper à un effondrement.

Summary: The author coordinates a group of about 20 naturalists (Groupe PP Alpes) who, in 2020, monitored 26 wolf packs spread over 7 departments located east of the River Rhone and representing a little more than a quarter of the French packs. The results presented here concern the number of cubs, pack size, denning period and persecution rate.

The average pack size (*excluding cubs of the year*) is 3.2 (N = 18) - 95% confidence interval (CI95): 2.7 to 3.7; maximum: 6 individuals. The average number of cubs observed between June and December is 5.2 (N = 18) - (CI95): 4.4 to 6; maximum 9 (single breeding).

The whelping period could be determined for 6 packs and in all cases, it was in May.

One pack out of two (50%) was the victim of legally authorized culls by shooting and/or disturbing phenomena allowing to suspect one or several acts of poaching.

4 packs (15%) have been the object of legally authorized culls by shooting and all of them have been particularly deadly. 5 packs (20%) did not reproduce in 2020, due to legally authorized culls by shooting and/or possible or strongly suspected poaching.

Given the size of the sample and the random nature of the sampling, the author proposes an extrapolation of the results to all the packs living on the national territory.

A numerical approach to the reality of poaching in France in the year 2020 provides an annual mortality rate of 15 to 20% (87 to 116 wolves poached annually), which is equivalent to the annual legal slaughter rate.

In the short term, we must expect an annual mortality rate, all causes combined, exceeding 50%. Under these conditions, if this rate is confirmed and in the absence of an exceptionally powerful source-sink effect, it is hard to see how the wolf population in France could escape a collapse.

Pour citer cette publication : MATHIEU R. et al (2021) **26 meutes de loups suivies en 2020 dans les Alpes et Préalpes françaises**. Groupe PP Alpes, édition numérique, 9 p.

Préambule

Le Groupe PP Alpes est une structure privée informelle à caractère technique et scientifique née en 2019. Elle est dédiée au suivi des meutes de loups installées dans les Alpes et Préalpes françaises. Cette structure indépendante et autonome, qui ne reçoit aucune aide publique, est constituée d'une vingtaine de naturalistes bénévoles qui investissent leur temps et leur argent dans une activité très technique et particulièrement chronophage. Cette synthèse, qui est le résultat d'un travail collectif, constitue une première en France.

Toutes les méthodes sont perfectibles et nous nous employons à améliorer la nôtre. Nous accueillerons avec intérêt toutes les critiques argumentées et constructives.

Liste des naturalistes collaborateurs (Reproduction 2020)

BERTRAND Jean-Michel, BERTRAND Yves, CHARBONNIER Morgan, DACKO Thierry, GRASSI Gérard, JANET Olivier, NAUDIN Régis, ORSINI Philippe, POULARD Florian, RIBEIRO Romain, RODA Fabrice, SOURET Luc, TESSIER Christian, VIDAL Lenny

Coordination MATHIEU Roger

Quatre collaborateurs, pour des raisons qui tiennent essentiellement à leur statut professionnel, ont souhaité rester anonymes.

Avant-propos

En France, à travers le réseau Loup/Lynx, l'Office français de la biodiversité (OFB qui intègre depuis 2020 l'ex-Office national de la chasse et de la faune sauvage, ONCFS) effectue un suivi de la démographie des loups¹ depuis le retour naturel de l'espèce au milieu des années 1990. En 2020, l'OFB estime l'effectif de loups à environ 580 individus (fourchette : 474-679) se répartissant en 114 Zones de présence permanente (ZPP) dont 99 meutes toutes situées à l'est du Rhône, à une exception près (OFB 2020).

Si l'évolution démographique de la population des loups de France est connue, les données concernant la biologie des meutes (habitats, domaine vital, composition et taille de la meute, reproduction...) sont rares et disparates. En 2020, une synthèse des données fournies par les collaborateurs du Groupe PP Alpes a permis de brosser un premier portrait des meutes installées sur nos territoires et de leur fonctionnement (MATHIEU 2020). Le présent travail propose de consolider et compléter ces données à travers le suivi de la reproduction 2020.

¹ Cartographie des Zones de présence permanente (ZPP), méthodes de Capture-Marquage-Recapture (génétique), calcul de l'Effectif minimum retenu (EMR)...

Matériel et méthode

Durant la saison de reproduction 2020, 14 coordinateurs locaux (Groupe PP Alpes) ont compilé les données tirées de l'analyse de plusieurs milliers de vidéos de loups collectées lors du suivi de 26 meutes. Ces 26 meutes, toutes situées à l'est du Rhône, sont réparties sur les 7 départements² qui abritent la quasi-totalité des meutes françaises.

Si les techniques classiques de pistage à la recherche d'indices de présence peuvent fournir des indications sur les sites fréquentés par les loups, leur nombre et les itinéraires parcourus, le suivi des meutes se pratique essentiellement à l'aide de caméras automatiques. L'exploitation des images (généralement des vidéos) permet, pour chaque meute, de recueillir des informations sur le nombre de louveteaux, le nombre d'individus adultes et subadultes et sur les périodes de mise-bas. Les caméras automatiques permettent de détecter la survenue d'évènements anormaux comme la disparition brutale de plusieurs louveteaux, de la femelle et/ou du mâle alpha.

Données recueillies en 2020

- 1/ Effectif maximum de la meute hors louveteaux, **en privilégiant (par convention) la période octobre à décembre** ;
- 2/ nombre de louveteaux observés entre juin et décembre (**on retient le chiffre le plus élevé**) ;
- 3/ période de mise bas.

En complément, il a été demandé aux correspondants d'évaluer le degré de persécution des meutes à partir des données officielles concernant les tirs dérogatoires (tir de défense, tir de défense renforcé) et/ou la survenue d'évènements anormaux détectés par les caméras et permettant de soulever l'hypothèse du braconnage. Des hypothèses qui peuvent être confortées par des renseignements recueillis localement (chasseurs, éleveurs...).

Les meutes ont été classées en 3 catégories : 1/ les meutes « tranquilles » (MT) pour lesquelles il n'existe aucun argument permettant de suspecter une intervention humaine malveillante ; 2/ les meutes « persécutées » (MP), généralement disloquées à la suite de tirs dérogatoires particulièrement meurtriers et/ou d'actes de braconnage fortement suspectés : femelle gestante disparue, disparition du couple alpha, réduction brutale et drastique du nombre de louveteaux voire disparition de la meute... et 3/ les meutes « possiblement braconnées » (MPB) sur lesquelles sont observées des disparitions ou autres phénomènes anormaux permettant de suspecter un acte hostile illégal³.

Concernant les meutes MP et MPB, il arrive que les tirs légaux ou les anomalies permettant de suspecter un acte malveillant se produisent tardivement (automne, hiver). Dans ce cas, les données biologiques antérieures à la survenue de l'évènement sont considérées comme valides. À l'inverse, lorsque les tirs dérogatoires ou les disparitions inquiétantes sont précoces et/ou importantes, les données biologiques postérieures à l'évènement ne sont pas prises en compte.

² Var, Vaucluse, Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence, Drôme, Isère et Savoie.

³ Par exemple : femelle allaitante en mai/juin sans que les caméras puissent capter la présence de louveteaux dans les mois qui suivent.

Résultats (Tableau 1)

Tirs dérogatoires et/ou braconnage

- Sur les 26 meutes suivies en 2020, 13 sont classées MT, 8 sont classées MP et 5 MPB. Ainsi, une meute sur deux est touchée par des tirs dérogatoires létaux et/ou des disparitions inquiétantes. 50 % des meutes sont épargnées par les tirs dérogatoires et/ou ne semblent pas être visées par des actes hostiles illégaux.

- 4 meutes suivies (15 %) ont fait l'objet de tirs dérogatoires létaux et tous ont été particulièrement meurtriers (élimination du couple alpha, tir de femelle gestante ou allaitante).

- 5 meutes (20 % des meutes suivies) ne se sont pas reproduites en 2020, du fait de tirs dérogatoires (3 meutes) et/ou de braconnage possible ou fortement suspecté.

- Au total, ce sont 9 meutes (30 % de l'effectif) qui ont subi des actes hostiles d'origine humaine (abattages légaux ou braconnage suspecté) particulièrement meurtriers avec dislocation de la meute.

- **Taille moyenne des meutes (hors louveteaux de l'année) en privilégiant, par convention, la période d'octobre à décembre : moyenne 3,2 (N = 18) – Intervalle de confiance à 95 % (IC95) : 2,7 à 3,7 ; maximum : 6 individus.**

- **Nombre de louveteaux observés entre juin et décembre : moyenne 5,2⁴ (N = 18) – IC95 : 4,4 à 6 ; maximum 9 (reproduction simple). Une double reproduction constatée (deux tanières différentes) avec un minimum de 4 louveteaux pour l'une et 2 pour l'autre.**

En cumulant les données 2020 obtenues pour ces deux paramètres (taille des meutes et nombre de louveteaux) avec les 27 reproductions des 8 meutes suivies essentiellement de 2015 à 2019 par le Groupe PP Alpes selon la même méthodologie (MATHIEU 2020), nous obtenons des chiffres très proches, voire identiques, pour un échantillon plus robuste :

- **Taille moyenne des meutes (hors louveteaux de l'année) en privilégiant, par convention, la période octobre à décembre, pour un échantillon de 45 reproductions : moyenne : 3,2 (N = 45) – IC95 : 2,9 à 3,5 ; maximum : 6 individus.**

- **Nombre de louveteaux pour un échantillon de 45 reproductions : moyenne 5 (N = 45) – IC95 : 4,5 à 5,5 ; maximum 9 (reproduction simple) ; double reproduction constatée trois fois.**

- **Période de mise-bas** : cette donnée très difficile à obtenir a pu être approchée pour 6 meutes : « première semaine de mai » ; « début mai » ; « avant le 15 mai » ; deux fois « mi-mai » ; « entre le 20 et 30 mai » et une date précise : le 28 mai.

⁴ Seule une visite précoce à la tanière permettrait de connaître le nombre de louveteaux à la naissance.

N° la meute	Année	Nb. maxi. de louveteaux de octobre à décembre 2020	Nb. maxi. de louveteaux de juin à septembre inclus (2020)	Effectif maxi. de la meute HORS LOUVETEAUX de octobre à décembre 2020	Effectif maxi. de la meute HORS LOUVETEAUX de mai à décembre 2020
M1**	2020		6#		3#
M2**	2020	0	0	2#	
M3*	2020	0	0	3#	
M4**	2020	0#	0#		4#
M5	2020	6		3	
M6**	2020	4		4	
M7	2020	5	6	4	
M8**	2020	3		2#	
M9	2020	4		2	
M10*	2020	0#	0#	3	
M11	2020	6		3	
M12	2020	5		4	
M13	2020	5	7	3	5
M14	2020		6	4	
M15*	2020		2	2	
M16	2020		9	2	
M17	2020		5	2	
M18**	2020		0	1#	
M19	2020		8		3
M20**	2020	0	0	3#	
M21	2020		5	2	
M22	2020		3	4	
M23*	2020		4		6
M24	2020		5		3
M25*	2020	3	5	3	
M26**	2020	0	0		3#

Tableau 1 : Effectif des meutes et nombre de louveteaux pour les 26 meutes suivies dans les Alpes et Préalpes françaises en 2020 par le Groupe PP Alpes

Colonne « N° de la meute » : les meutes sans astérisque sont des meutes n'ayant pas subi de tirs dérogatoires et pour lesquelles rien ne permet de suspecter une intervention humaine malveillante ; les meutes marquées de 2 astérisques sont celles qui ont subi des tirs dérogatoires particulièrement meurtriers et/ou pour lesquelles un ou plusieurs actes de braconnage sont fortement suspectés ; les meutes marquées d'un seul astérisque sont celles pour lesquelles les correspondants ont noté des anomalies suspectes pouvant laisser penser à un acte de braconnage.

Les données suivies du signe # n'ont pas été prises en compte dans les calculs car considérées comme non-valides, soit du fait d'une dislocation d'origine anthropique précoce et/ou intense (M1, M2, M4, M8, M18, M20 et M26), soit du fait d'anomalies importantes et inexplicables entraînant un doute sérieux sur la validité des données recueillies (M3 et M10).

Discussion

Taille des meutes (hors louveteaux) et nombre de louveteaux

Les chiffres fournis par le Groupe PP Alpes sont du même ordre que ceux provenant d'Italie (en particulier MATTIOLI et *al.* 2018, CANIGLIA et *al.* 2014) ou d'Espagne (IGLESIAS IZQUIERDO et *al.* 2017)⁵. C'est la première fois, en France, qu'une portée de 9 louveteaux (reproduction unique) est attestée par une vidéo (meute M16).

Évaluation de la taille des meutes : une harmonisation nécessaire

Il n'existe pas de standardisation dans la manière de calculer les effectifs d'une meute de loup. Certains auteurs additionnent les louveteaux et les adultes/subadultes en prenant pour référence une période très longue qui peut s'étaler sur l'ensemble du cycle reproducteur ; d'autres publient un chiffre sans préciser la période concernée et/ou sans indiquer si les louveteaux sont pris en compte dans le calcul.

Cette absence de normalisation rend très difficile les comparaisons entre populations.

S'agissant du suivi par caméras automatiques, l'auteur propose d'évaluer la taille et la composition des meutes entre les mois d'octobre et décembre (meilleure période pour les regroupements au sein du clan et distinction entre les jeunes de l'année et adultes/subadultes assez aisée) ; on retiendra le chiffre le plus élevé. À défaut et *a minima*, le résultat devra toujours préciser la méthode utilisée et la période concernée (MATHIEU 2020).

Persécution des meutes

Il est exceptionnel qu'un acte de braconnage puisse être prouvé. Sans compter que la disparition de louveteaux et/ou d'individus plus âgés, au sein d'une meute, constitue un phénomène naturel (maladie, conflits entre meutes voisines, accident...).

Les naturalistes du Groupe PP Alpes connaissent très bien leur(s) meute(s) qu'ils suivent souvent depuis plusieurs années à travers des centaines de vidéos de loups. Ils sont à même d'apprécier le caractère plus ou moins naturel ou inquiétant d'une disparition. Pour les meutes MP et concernant le braconnage, le niveau de probabilité formulé par les correspondants est très élevé.

En 2020, le pourcentage de meutes suspectées d'être victimes de braconnage et/ou ayant subi des tirs dérogatoires létaux est identique au chiffre obtenu sur 8 meutes et 27 reproductions suivies par le Groupe PP Alpes entre 2015 et 2019 (MATHIEU 2020).

La situation en France, en 2020

Compte tenu du caractère aléatoire de l'échantillonnage réparti sur 7 des 10 départements situés à l'est du Rhône et regroupant plus de 95 % des meutes françaises ; compte tenu de la taille de l'échantillon (N=26) représentant un peu plus du quart de ces mêmes meutes (N=99), il est légitime de proposer une extrapolation des résultats recueillis sur les meutes suivies par le Groupe PP Alpes à l'ensemble des meutes vivant sur le territoire national.

Concernant la population des loups de France organisés en meute, la situation en 2020 peut être la suivante :

- une meute sur deux (50%) est victime de tirs dérogatoires létaux et/ou de phénomènes inquiétants permettant de suspecter un ou plusieurs actes de braconnage.

- Pour une meute sur trois (30 %), les actes hostiles d'origine anthropique, souvent répétés (tirs dérogatoires/braconnage), sont particulièrement meurtriers et aboutissent à une dislocation de la meute (disparition des alphas, modification significative du territoire, absence de reproduction...).

- 50 % des meutes seulement (une sur deux) peuvent être qualifiées de « Tranquilles ».

Approche chiffrée de la réalité du braconnage⁶

En 2010, une équipe de biologistes publiait une analyse des causes de mortalité du loup sur le massif alpin (France, Italie et Suisse) à partir de 86 cadavres découverts fortuitement de 1987 à 2009 (LEONARD et *al.* 2010). Les causes de mortalité identifiées sont réparties en 4 catégories : braconnage, causes naturelles, collisions et tirs dérogatoires.

Sur le territoire pris en compte dans l'étude, le nombre de loups a progressé régulièrement de quelques dizaines d'individus en 1990 à environ 200 en 2009. Dans l'échantillon examiné, le nombre de cadavres découverts ayant pour origine un acte de braconnage est de 33⁷ ce qui n'est pas négligeable rapporté au nombre de loups présents durant la période prise en compte et considérant que les probabilités de détection sont faibles à très faibles.

Nous manquons de données concernant le taux de mortalité naturel d'une population de loups. La variabilité et les multiples combinaisons possibles des nombreux paramètres qui conditionnent ce taux (quantité et qualité des proies, tensions intraspécifiques, niveau de persécution, taux de dispersion...) auquel se rajoute les difficultés à isoler ce taux des causes d'origine humaine, volontaires ou accidentelles, permettent de conclure qu'il est illusoire de vouloir établir un taux de mortalité naturel universel.

La persécution des meutes de loups est une constante sur l'ensemble de l'aire de reproduction de l'espèce⁸. Au Minnesota, dans les années 1970, alors que les loups étaient légalement protégés, le taux de mortalité annuel par braconnage était de 17 à 31%. Dans le Parc national de DENALI (Alaska), où les loups sont protégés, 10% de la population était abattue annuellement illégalement dans les années 1990 (*in* MECH et BOITANI 2003). Plus près de nous, au nord-ouest du Portugal, de 2007 à 2016, 47 % des loups équipés d'un GPS ont été tués par braconnage (NAKAMURA et *al.* 2021).

En France, sur la période 1995-2013, le taux annuel moyen de mortalité des loups, toutes causes confondues, était de 22 % (DUCHAMP et *al.* 2017). Compte tenu de ce qui précède, il

⁶ Ce terme désigne, ici, toutes les formes de destruction illégale (tirs, pièges, poisons...).

⁷ Équivalent au nombre de cadavres découverts à la suite d'une collision avec un véhicule.

⁸ Si la persécution constitue une constante, son intensité est inversement proportionnelle à la pression mise sur les braconniers et aux sanctions réellement encourues.

est raisonnable d'estimer qu'avant 2014, le braconnage entraînait 5 à 10 % de mortalité annuelle.

De 2014 à 2018, le taux annuel de mortalité, toutes causes confondues, a subi un quasi doublement en passant à 42 % (DROUET-HOGUET et *al* 2020). Si l'écart de 20 % s'explique en partie par une augmentation des abattages légaux à partir de 2014/2015 avec un prélèvement d'environ 10 % de la population estimée, reste 10 % que l'on peut attribuer légitimement à l'augmentation de l'incidence du braconnage⁹.

En rapprochant ce pourcentage (10 %) de l'évaluation du taux de mortalité annuel attribué au braconnage avant 2014 (5 à 10 %), on peut estimer qu'en FRANCE, aujourd'hui, le taux de mortalité annuel attribué au braconnage est compris entre 15 et 20 % (87 à 116 loups victimes, annuellement, d'actes de braconnage) soit un niveau équivalent au taux d'abattage légal¹⁰.

Si la prudence s'impose compte tenu des incertitudes inhérentes à un exercice d'évaluation, le chiffre proposé n'a malheureusement rien d'extravagant si l'on s'en réfère à la littérature et si l'on considère les éléments suivants :

- en France, à l'est du Rhône, 929 communes ont déclaré des dommages attribués au loup. On peut donc estimer, qu'aujourd'hui, la centaine de meutes présentes couvrent environ 1000 communes ;
- sur ce millier de communes, la chasse en battue est ouverte durant 6 mois par an.

À raison d'une moyenne de 3 battues par semaine et par commune : à l'est du Rhône (Alpes/Préalpes françaises), des dizaines de milliers de chasseurs ont chaque année, plus de 70 000 occasions de mettre un loup dans le champ de la lunette de visée de leur carabine. À cette réalité il est utile d'ajouter qu'en cas de tir légal, le risque de se faire prendre est proche de zéro ; sans compter que le tireur peut toujours invoquer l'erreur d'identification.

À partir de ces données factuelles, auxquelles il faudrait rajouter tous les types de chasse solitaire (approche, billebaude...) et les autres formes de braconnage (pièges, destruction des louveteaux à la tanière ou sur les Zones de rendez-vous, poison...), le chiffre évoqué plus haut d'une centaine de loups braconnés chaque année en France, peut être considéré comme vraisemblable.

ON notera que la dernière note technique conjointe OFB/CNRS (DROUET-HOGUET et *al* 2020) qui établit le taux de mortalité annuel des loups français à 42 % **a été réalisée avant le doublement du taux d'abattage légal** qui depuis 2019 est passé de 10 à 20 % de la population estimée de loups¹¹.

⁹ *Il n'existe aucune donnée objective permettant d'attribuer l'augmentation substantielle du taux de mortalité à d'autres causes : aucune alerte sur l'état sanitaire des loups, pas d'augmentation de l'incidence de la mortalité due au trafic routier...*

¹⁰ Une incidence du braconnage qui, si l'on se réfère aux nombres officiels de cadavres de loups braconnés retrouvés entre 2017 et 2020, pourrait doubler chaque année (source : Infoloup n° 36, bilan 2020).

¹¹ *Plan d'abattage légal pour 2019 et 2020, respectivement 100 et 110 loups.*

On doit s'attendre rapidement à un taux annuel de mortalité, toutes causes confondues, dépassant les 50 % ; ce qui signifie qu'un loup court un risque sur deux de mourir dans l'année. Avec un tel niveau du taux de mortalité et en l'absence d'un effet source-puits exceptionnellement puissant, on ne voit pas comment la population des loups de France pourrait échapper à un effondrement¹².

Références

- CANIGLIA R. et al. (2014) Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *Journal of mammalogy*, 95(1), 41-59.
- DREAL AuRA (2021) **La lettre d'information sur le loup et les activités d'élevage**. Infoloup n° 36, 20 p.
- DROUET-HOGUET N. et al. (2020) **Mise à jour des effectifs et paramètres démographiques de la population de loups en France**. OFB, CNRS, 12 p.
- DUCHAMP C. et al. (2017) **Démarche d'évaluation prospective à l'horizon 2025/2030 et viabilité à long terme**. ONCFS et MNHN, 74 p. + annexes.
- IGLESIAS IZQUIERDO A., ESPANA BAEZ A.-J. et ESPANA BAEZ J. (2017) **Lobos ibéricos : Anatomía, ecología y conservación**. Nayade Nature, Valladolid, 531 p.
- LÉONARD Y. et al. (2010) Analyse descriptive des causes de mortalité du loup sur le massif alpin. *Quoi de neuf ?* 23, 20-22.
- MATHIEU R. (2020) **Les loups de France**. Coollibri, 111 p. (version numérique téléchargeable gratuitement en tapant « Les loups de France, MATHIEU »).
- MATTIOLI L. et al. (2018) Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture-recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring. *Frontiers in Zoology*, 15:38.
- MECH D. and BOITANI L. (2003) **Wolves : behavior, ecology and conservation**. University of Chicago Press, 344 p. + annexes.
- NAKAMURA M. et al. (2021) Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes : Insights from long-term monitoring. *Biological Conservation* 256, 109075.
- OFB (2020) **Bilan du suivi estival de la population de loup, été 2020**. Lettre d'information du réseau Loup-Lynx, flash n° 13, 4 p. + annexes.
- [ONCFS-MNHN \(2019\)](#) **Réponse à la saisine « tirs de loups » ayant pour objet le prélèvement de loups en France**. ONCFS-MNHN, note technique, Paris, 16 p.

¹² Tous les auteurs s'accordent pour fixer à 30-35 % le taux annuel moyen de mortalité, toutes causes confondues, au-delà duquel une population de loup diminue. Si certaines populations peuvent supporter des taux de mortalité supérieurs à 50 % sans décliner, il s'agit d'exceptions concernant des meutes qui généralement bénéficient d'un très important taux d'immigration à partir de populations voisines florissantes et bien connectées (dynamique source-puits) ; des conditions qui n'existent pas pour les loups de France.