

# La densité des cerfs détermine l'utilisation de l'habitat pour l'établissement des loups dans les Alpes d'Europe occidentale

Received: 26 February 2019 | Accepted: 17 January 2020

DOI: 10.1111/1365-2664.13609

RESEARCH ARTICLE

Journal of Applied Ecology 

## Deer density drives habitat use of establishing wolves in the Western European Alps

Stefanie Roder<sup>1</sup>  | François Biollaz<sup>1</sup> | Stéphane Mettaz<sup>1</sup> | Fridolin Zimmermann<sup>2</sup>  | Ralph Manz<sup>2</sup> | Marc Kéry<sup>3</sup> | Sergio Vignali<sup>1</sup>  | Luca Fumagalli<sup>4</sup>  | Raphaël Arlettaz<sup>1,3</sup>  | Veronika Braunisch<sup>1,5</sup> 

### Résumé

1. Le retour des grands carnivores dans leur aire de répartition historique déclenche des conflits avec les intérêts de différents groupes de parties prenantes. L'anticipation de ces conflits est essentielle pour une gestion adéquate de la conservation, qui nécessite des prévisions spatiales fiables de la présence future des carnivores. Des modèles antérieurs ont évalué l'aptitude générale de l'habitat pour les loups, mais les facteurs qui déterminent l'installation des individus dispersés restent mal compris. En particulier, peu d'attention a été accordée **au rôle de la disponibilité des proies dans le processus de recolonisation.**
2. Une haute résolution spatiale et des densités relatives à l'échelle de la zone des principales espèces de proies du loup (cerf rouge, chevreuil et chamois) ont été évaluées à partir d'enquêtes sur les pistes de neige et modélisées avec les données de présence du loup et d'autres facteurs environnementaux afin d'identifier les principaux facteurs de sélection de l'habitat des loups en cours de réimplantation dans les Alpes d'Europe occidentale.
3. L'abondance des espèces proies a été estimée à partir du nombre minimum d'individus enregistrés sur les pistes de neige le long de deux cent dix-huit transects de 1 km étudiés deux fois par an pendant quatre hivers successifs (2012/2013-2015/2016). Les estimations d'abondance par transect, corrigées des probabilités de détection spécifiques à chaque espèce et moyennées sur l'ensemble des hivers, ont été utilisées pour modéliser la densité relative des proies et la biomasse à l'échelle de la zone.
4. Les observations de loups confirmées au cours de ces quatre hivers ont été utilisées pour développer un **modèle de sélection d'habitat** spatialement explicite pour l'établissement des loups, basé sur nos estimations de l'offre de proies et d'autres descripteurs environnementaux comme la topographie, l'utilisation des terres et le climat.
5. L'abondance des proies ongulées corrigée par la détection et les densités relatives modélisées varient considérablement dans l'espace (0-2,8, 1,3-4,5 et 0-6,3 par 50 ha pour le

cerf, le chevreuil et le chamois respectivement ; 1,3-11,65 pour l'ensemble), tandis que la biomasse totale prédite des proies varie de 23 à 304 kg par 50 ha.

6. La densité de cerfs rouges était le facteur le plus important pour expliquer la présence du loup (contribution de 31%), suivie de la densité de chevreuils (22%), des précipitations hivernales (19%) et de la présence de réserves de chasse (16%), ce qui montre que l'approvisionnement en nourriture, en particulier le cerf rouge qui est la proie la plus rentable dans les Alpes occidentales, était le principal facteur de sélection de l'habitat hivernal pendant la phase d'installation d'hiver pendant la phase de colonisation.
7. **Synthèse et applications** : nous démontrons l'importance cruciale d'inclure des informations précises et fines sur l'offre de proies pour prédire les modèles de recolonisation des carnivores et ainsi anticiper les zones de conflits potentiels entre l'homme et la faune sauvage où les mesures préventives devraient être prioritaires.

## 1 | INTRODUCTION

Au cours des derniers siècles, de nombreuses espèces autrefois très répandues, en particulier les espèces à longue durée de vie comme les grands carnivores et les rapaces, ont disparu du monde occidental, par la persécution directe de l'homme et, indirectement, à la suite de la destruction de leur habitat et du déclin massif de leurs proies dû à la chasse excessive (Breitenmoser, 1998). Les conceptions superstitieuses et les craintes infondées, ainsi que les déprédations croissantes sur le bétail dues au déclin des proies des ongulés sauvages, ont conduit à une persécution impitoyable jusqu'à l'éradication totale des prédateurs supérieurs et des charognards de la plupart de leur aire de répartition historique (Eiberle, 1972 ; Fritts et al., 1997 ; Hirzel et al., 2004). Pourtant, au 20<sup>ème</sup> siècle, la sensibilisation du public à la protection de la nature et de la vie sauvage a augmenté. Des changements dans la législation ont contribué à la reconstitution progressive des forêts et des populations d'ongulés, tandis que des espèces autrefois disparues ont recolonisé leur ancienne aire de répartition, soit par dispersion naturelle à partir de populations relictuelles (Boyd & Pletscher, 1999 ; Fabbri et al, 2007 ; Rice, Ballard, Fish, McIntyre, & Holdermann, 2009 ; Valière et al., 2003) ou par des réintroductions ciblées (Breitenmoser, Breitenmoser-Würsten, & Capt, 1998 ; Hirzel et al., 2004). Par conséquent, les prédateurs supérieurs sont en augmentation en Amérique du Nord et en Europe, même dans les zones densément peuplées, ce qui démontre que la faune sauvage à gros corps peut prospérer également dans les paysages dominés par l'homme (Chapron et al., 2014 ; Kaczensky et al., 2013).

Malgré leur rôle important dans les processus de coévolution prédateur-proie et le fonctionnement des écosystèmes (McLaren & Peterson, 1994 ; Ripple & Beschta, 2012 ; mais voir Allen et al., 2017), et malgré le fait que leur présence dans une zone donnée soit fréquemment perçue comme une valeur ajoutée à l'expérience de la nature et au tourisme basé sur la nature (Ednarrsson, 2006), le retour des loups génère des conflits considérables, notamment avec les agriculteurs et les chasseurs. Il en résulte des débats passionnés sur le rôle et l'acceptation des grands prédateurs dans le monde moderne, souvent dominés par des arguments émotionnels plutôt que rationnels (Breitenmoser, 1998 ; Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001). Une affirmation couramment entendue est qu'il n'y a plus assez d'espace naturel pour les grands carnivores dans nos paysages densément peuplés (Carter & Linnell, 2016 ; Lute, Carte, López-Bao, & Linnell, 2015), malgré le fait que les loups se reproduisent désormais dans de nombreuses zones nouvellement recolonisées qui sont parfois

densément peuplées par les humains. Une enquête récente a montré que les carences dans l'éducation des populations sur la menace quasi nulle que représentent les loups pour notre intégrité physique humaine est l'une des causes profondes du scepticisme envers les loups que l'on observe localement (Behr, Ozgul, & Cozzi, 2017). Dans ce contexte socio-économique et culturel tendu, les activités de sensibilisation peuvent aider à résoudre ce problème éducatif par un changement progressif des mentalités. Pour cibler efficacement de telles activités, il est nécessaire de comprendre les principaux **moteurs** de la réimplantation du loup dans son ancienne aire de répartition, afin de prédire avec précision les modèles de recolonisation spatiale et d'anticiper les conflits futurs potentiels.

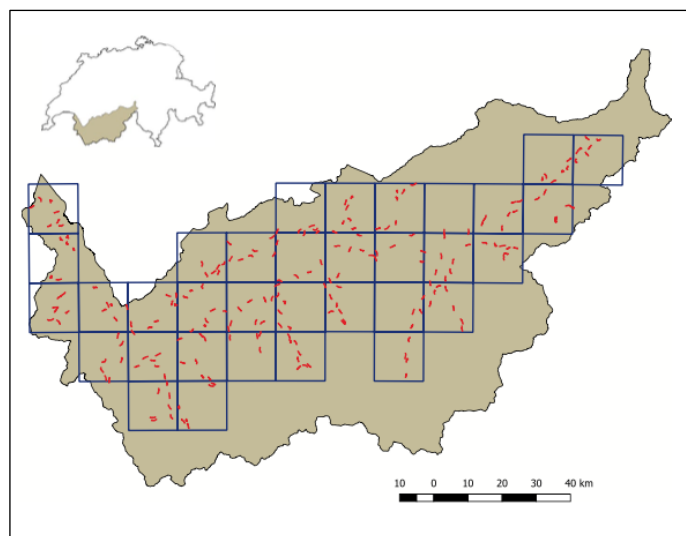
Des modèles d'habitat calibrés dans des zones où le loup est présent ont été couramment utilisés pour prédire son expansion spatiale future (Ahmadi, Kaboli, Nourani, Shabani, & Ashrafi, 2013 ; Alexander, Paquet, Logan, & Saher, 2005 ; Corsi, Duprè, & Boitani, 1999 ; Gehring & Potter, 2005 ; Glenz, Massolo, Kuonen, & Schlaepfer, 2001 ; Hebblewhite & Merrill, 2008 ; Houts, 2003 ; Jedrzejewski et al, 2008 ; Kabir et al., 2017 ; Mladenoff, Sickley, Haight, & Wydeven, 1995 ; Subba et al., 2017). Pourtant, le pouvoir prédictif de ces modèles peut être remis en question. Premièrement, le loup s'est avéré être une espèce **extrêmement adaptable**, capable de coloniser une vaste gamme de types d'habitats (Mech, 1970), ce qui représente un sérieux défi pour la transférabilité des modèles. Deuxièmement, selon les précédents modèles d'habitat du loup, les principales caractéristiques de l'habitat clé pour les loups en Europe seraient une large couverture forestière et des infrastructures humaines limitées (Ciucci, Masi, & Boitani, 2003 ; Falcucci, Maiorano, Tempio, Boitani, & Ciucci, 2013 ; Jedrzejewski et al., 2008 ; Karlsson, Broseth, Sand, & Andren, 2007 ; Massolo & Meriggi, 1998). **L'abondance des proies, bien qu'étant intuitivement un facteur clé, est souvent ignorée dans ces modèles** (Gehring & Potter, 2005 ; Hebblewhite & Merrill, 2008 ; Jedrzejewski, Niedzialkowska, Nowak, & Jedrzejewska, 2004 ; Kabir et al., 2017), probablement en raison du manque de données. Dans certains cas, l'abondance des proies est approximée par la diversité des espèces de proies (Ciucci et al., 2003 ; Falcucci et al., 2013) ou par des estimations d'abondance dérivées des statistiques des prélèvements de chasse (Karlsson et al., 2007), bien que ces dernières tendent à fournir des estimations déformées de l'offre réelle de proies (Kilpatrick, LaBonte, & Barclay, 2005 ; Ranta, Lindstrom, Linden, & Helle, 2008). Peu d'études ont utilisé des estimations de proies significatives et crédibles (Massolo & Meriggi, 1998 ; Potvin et al., 2005 ; Jedrzejewski et al., 2008 ; mais voir Mladenoff et al., 1995) ; il est donc urgent de mieux intégrer la disponibilité des proies dans **les modèles de prédiction** de la présence du loup, ce qui est l'objectif de notre étude.

Après une éradication complète des Alpes européennes au début des années 1930 (Breitenmoser, 1998 ; Dufresnes, Miquel, Taberlet, & Fumagalli, 2019), les loups ont progressivement recolonisé cette aire de répartition depuis les Apennins Italiens à partir de la fin des années 1980 (Dufresnes et al., 2019 ; Valière et al., 2003). Les premiers indices de présence du loup dans notre zone d'étude Suisse datent de 1995, avec une première reproduction constatée en 2016 (Augstbord, KORA, 2016). L'implantation bat maintenant son plein et les conflits augmentent (Behr et al., 2017). Nous avons recueilli des estimations fiables de la densité des proies du loup à l'échelle de la zone et modélisé l'occurrence du loup pendant la phase d'installation de la population, en relation à la fois avec l'abondance spatiale des proies et d'autres **descripteurs** environnementaux. **Plus précisément, nous avons prédit que l'offre de proies sauvages opère comme un moteur majeur de l'établissement des loups**, en particulier le cerf rouge, qui peut être présent à une densité élevée localement et qui

fait généralement partie des proies les plus rentables pour les meutes de loups en Europe tempérée (Jedrzejewski et al., 2012).

## 1.1 ZONE D'ÉTUDE

L'étude a été menée dans les Alpes occidentales (Valais, sud-ouest de la Suisse, 5 224 km<sup>2</sup>), une région montagneuse flanquée à l'ouest et au sud par la France et l'Italie (figure 1). Le Valais est constitué d'une profonde vallée est-ouest (Rhône) et de ses affluents, avec une altitude allant de 372 m (lac de Genève) à 4 634 m (Dufourspitze) et un climat assez continental. La forêt couvre 22% du Valais, avec une densité humaine moyenne de 52 km<sup>2</sup>, mais localement jusqu'à 500 habitants/km<sup>2</sup> dans les fonds de vallée fortement anthropisés. Six espèces d'ongulés sauvages sont présentes dans la région : le cerf rouge *Cervus elaphus*, le chevreuil *Capreolus capreolus*, le chamois *Rupicapra rupicapra* et le bouquetin *Capra ibex* sont abondants et répartis sur la majeure partie du Valais, tandis que le sanglier *Sus scrofa* et le mouflon non indigène *Ovis orientalis musimon* ne sont présents que localement, surtout dans la partie occidentale plus douce de la zone d'étude. Nous avons limité notre étude à une gamme d'altitudes allant des collines les plus basses à 500 m jusqu'à 2 000 m d'altitude (3 700 km<sup>2</sup>), c'est-à-dire en excluant les vallées densément peuplées et les sommets des montagnes. Cela a permis de se concentrer sur l'habitat principal du loup en Suisse, tout en évitant les contraintes légales liées à l'installation de caméras dans les zones habitées ainsi que les limitations d'accès aux sommets en hiver.



**FIGURE 1** Localisation de la zone d'étude (Canton du Valais ; carte inférieure) au sein de la Suisse (carte supérieure). Les carrés bleus (15 km × 15 km) indiquent la trame utilisée pour **stratifier** les relevés de pistes de neige effectués le long des deux cent dix-huit transects de 1 km (segments rouges)

## 2 | MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1 | Données sur les espèces

#### 2.1.1 | Données sur les ongulés : Suivi de la neige

Les données sur les ongulés ont été collectées au moyen d'un suivi de la neige le long de deux cent dix-huit transects de 1 km de long, au cours de quatre hivers consécutifs à partir de 2012/2013. Afin de répartir les transects de manière **stratifiée**, la zone d'étude a d'abord été divisée en trente-quatre carrés de 15 km × 15 km (figure 1). Dans chaque carré, une moyenne de six transects (fourchette : 1-10) a ensuite été placée de manière à couvrir les gradients élévatoires (Figure S1) et environnementaux présents dans la zone d'étude de manière aussi représentative que possible, tout en tenant compte de l'accessibilité, de la topographie et de la sécurité (avalanches). Les transects

ont été surveillés deux fois par hiver (décembre à mars). Pour réduire l'effet observateur, chaque transect a été visité par la même personne pendant toute la période d'étude, et l'ensemble du travail de terrain a été réalisé par deux biologistes expérimentés de la faune, qui ont formé et standardisé leurs méthodes pendant une saison complète (2011/2012) avant le début de cette étude. Les traces trouvées dans la neige ont été enregistrées pour les principales proies potentielles du loup : chevreuil, cerf, chamois, bouquetin, mouflon et sanglier. Sur la base de la taille des empreintes et de la distribution des traces, nous avons estimé le nombre minimal d'individus présents à chaque visite d'un transect donné. Plusieurs individus ont été comptés si des traces de tailles différentes (par exemple, de sexes ou de classes d'âge différents) ou des individus voyageant ensemble dans un groupe pouvaient être distingués. Nous avons utilisé une approche conservatrice : en cas de doute, nous avons toujours enregistré le nombre le plus faible.

### 2.1.2 Données sur le loup

Les lieux de présence du loup ont été obtenus à partir d'un piégeage systématique par caméra et complétés par des données issues du suivi opportuniste des loups en Suisse (Weber, 2004). Les pièges-caméras ont été distribués de manière **stratifiée**, en plaçant trois pièges-caméras (Reconyx PC900 Hyperfire Professional, Inc.) dans chacun des trente-quatre carrés de 10 km × 10 km (figure 1 ; pour plus de détails, voir Biollaz, Mettaz, Zimmermann, Braunisch, & Arlettaz, 2016). Au cours de l'hiver 2013/2014, un plan d'enquête supplémentaire a été mis en œuvre par la fondation KORA (Swiss Carnivore Ecology and Wildlife Management) dans la partie nord de la zone d'étude, plaçant un site avec deux pièges dans une maille sur deux d'une grille de 2,5 km × 2,5 km (Zimmermann, Dulex, Foresti, Breitenmoser-Würsten, & Breitenmoser, 2014).

Grâce au suivi opportuniste des loups, chaque élément de preuve de la présence de loups en Valais depuis les premières observations avérées en 1996 a été enregistré et catégorisé par la fondation KORA selon les trois catégories SCALP (Molinari-Jobin et al., 2012) : C1 = données factuelles dures comme un loup mort, une photo ou une identification génétique ; C2 = rapport vérifié d'une mise à mort (bétail et proies sauvages) ou d'une piste ; C3 = restes de proies sauvages ou piste non vérifiés et signe non vérifiable comme des excréments, une observation acoustique ou visuelle. Pour nos analyses, nous avons utilisé les données des mois d'hiver (octobre à avril) des années 2012/2013 à 2015/2016, c'est-à-dire correspondant à la période d'échantillonnage des ongulés. Seules les données des catégories C1 et C2 enregistrées au cours de ces mois ont été retenues. Pour éviter de compter deux fois les animaux, par exemple lorsqu'ils passent devant un piège à caméra plusieurs fois en une nuit, un seul enregistrement par jour et par lieu a été retenu, à l'exception des enregistrements de deux loups se suivant à courte distance. Il en résulte 213 points de présence confirmée du loup (84 photos de pièges photographiques, 56 échantillons génétiques, 73 carcasses et traces vérifiées).

## **2.2 Conditions de neige**

Pour modéliser la probabilité de détection des ongulés en fonction des conditions lors de l'échantillonnage, nous avons enregistré les covariables des conditions de neige (tableau 1) pendant les relevés des transects : hauteur moyenne de la neige, qualité et pourcentage de la couverture neigeuse. En outre, nous avons obtenu la quantité quotidienne de neige fraîche enregistrée dans les 56 stations météorologiques de la zone d'étude (Météo Suisse, 2016), en attribuant chaque transect à la station météorologique la plus proche. Pour chaque marche sur transect, nous avons calculé le nombre de jours depuis la dernière chute de neige. Nous avons également transformé cette variable continue en une variable catégorielle décrivant l'âge de la neige. Enfin, nous avons enregistré la

quantité de neige fraîche qui était tombée le dernier jour avec des chutes de neige avant chaque enquête.

**TABLEAU 1** Variables de la neige utilisées pour prédire la probabilité de détection des ongulés dont la présence a été évaluée via le suivi de la neige. Les variables ont été enregistrées directement sur le terrain ou dérivées du réseau de stations météorologiques suisses (Météo Suisse, 2016)

Variable	Type	Description	Source
Snow height	Continuous	Height in cm	Snow-tracking
Snow quality	Categorical	old $\geq 5$ days, fresh $< 5$ days	Snow-tracking
Snow cover	Continuous	Covered area in %	Snow-tracking
Snow age	Categorical	1: 0–1 day, 2: 2–4 days, 3: $\geq 5$ days	MeteoSwiss
Days since last snowfall ( $> 10$ cm)	Continuous	Days	MeteoSwiss
Amount of fresh snow	Continuous	Height in cm	MeteoSwiss

**TABLEAU 2** Variables environnementales utilisées pour prédire les densités relatives d'ongulés et la présence de loups, extraites des zones tampons délimitées autour des transects ou des fenêtres circulaires mobiles dont la taille correspond à celle du domaine vital hivernal de l'espèce modélisée (voir section 3 pour plus de détails). Les variables continues ont été moyennées, tandis que le pourcentage de couverture a été calculé pour les variables booléennes.

Variable	Source	Description
<b>Topography</b>		
Altitude (m)	DEM <sup>a</sup>	
Roughness (m)	DEM	Standard deviation of altitude
Slope (°)	DEM	Angle
Topographic position index (TPI) <sup>b</sup> (index value)	DEM	Relative position to surrounding terrain
<b>Landuse</b>		
Proportion of forest (%)	Vector25 <sup>c</sup>	
Proportion of and distance to anthropogenic areas (% , m)	Vector25	
Proportion of rock and scree (%)	Vector25	
Proportion of grassland (%)	Arealstatistics	Pastures, meadows
Length of main and secondary roads (m)	Vector25	Main roads = categories 1–3, small roads = categories 4–6
Distance to roads/rails (m)	Vector25	
Forest type (coniferous, deciduous, mixed) (%)	BFS <sup>d</sup>	
Forest type (dense, open) (%)	Vector25	
Forest edge (inner, outer) (%)	Calculated	Calculated from the vector25 forest layer
Distance to rivers/creeks and lakes (m)	Vector25	
Proportion of rivers/creeks (%)	Vector25	
Distance to skilifts and cableways (m)	Vector25	
Sheep and goat density (N/ha)	Agricultural statistics	
Proportion of game reserves (%)	FOEN <sup>e</sup>	Federal and cantonal game reserves
<b>Climate</b>		
Mean precipitation in winter (mm)	Worldclim	December to February
Mean temperature in winter (mm)	Worldclim	December to February

<sup>a</sup>DEM: Digital Elevation Model swissALTI<sup>3D</sup>, produced by Federal Office for Topography swisstopo.

<sup>b</sup>See Gallant and Wilson (2000).

<sup>c</sup>Vector25: Digital vector map produced by Federal Office for Topography swisstopo.

<sup>d</sup>BFS: Swiss Federal office of statistics.

<sup>e</sup>FOEN: Swiss Federal office for the Environment.



## 2.3 Prédicteurs environnementaux

Les variables environnementales utilisées pour prédire les densités relatives d'ongulés et la présence du loup de manière spatialement explicite (tableau 2) ont été extraites des informations numériques existantes, à partir desquelles nous avons produit des couches matricielles de base d'une taille de cellule de 25 m × 25 m. Nous avons obtenu des données sur la topographie (altitude, pente, rugosité du terrain et position topographique) à partir du modèle numérique d'élévation (MNE) en 3D. La rugosité a été calculée comme la norme Suisse swissALTI d'élévation de toutes les cellules dans un rayon prédéfini (564 m), ce qui correspond à une zone de 1 km. L'indice de position topographique (TPI) représente la position d'une cellule focale par rapport au terrain environnant et est calculé comme la somme des angles au sol mesurés dans les huit directions cardinales (Gallant & Wilson, 2000). L'utilisation et l'occupation du sol (forêts, rochers, éboulis, plans d'eau, zones anthropiques, routes et voies ferrées, remontées mécaniques) ont été dérivées de vector25, une carte vectorielle numérique produite et régulièrement mise à jour par l'Office fédéral de topographie Swisstopo (<https://www.swisstopo.admin.ch>), à l'exception de la couverture des prairies et de la formation des types de forêts, qui ont été dérivées respectivement de l'ensemble des données de la statistique de la superficie de la Suisse et des données Landsat5, toutes deux fournies par l'Office fédéral de la statistique (<https://www.bfs.admin.ch>). La température et les précipitations hivernales proviennent du jeu de données Worldclim (<http://www.worldclim.org>), qui a été mis à l'échelle à partir d'une trame de 1 km<sup>2</sup> à une résolution de 100 m × 100 m sur la base du MNE SRTM-V4 et de la méthode décrite dans Zimmermann et Roberts (2001). Les estimations des densités de bétail (moutons et chèvres) ont été obtenues en reliant le nombre de bétail par communauté (tel qu'obtenu par la statistique agricole de la Suisse) à la quantité de pâturages présents dans cette communauté. Enfin, les données spatiales sur la localisation des réserves de gibier ont été obtenues auprès de l'Office fédéral de l'environnement (OFEV).

## 3 | RÉSULTATS

### 3.1 | Abondance des ongulés sur les transects

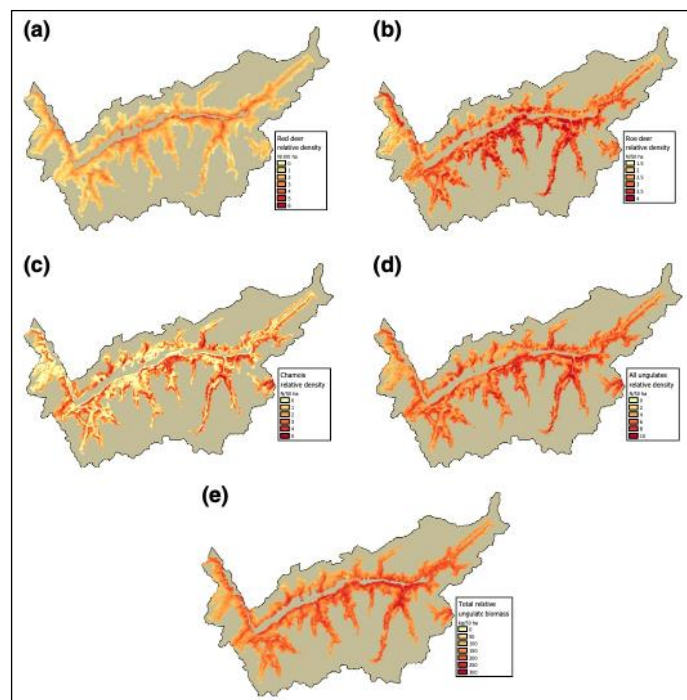
La probabilité de détection individuelle des trois espèces de proies a été affectée par les propriétés de la neige et l'occasion d'échantillonnage, mais les variables qui ont donné le meilleur ajustement au modèle différaient considérablement entre les hivers d'échantillonnage et les espèces (tableau 3). Les probabilités de détection, calculées en moyenne sur tous les hivers, étaient de 0,80, 0,85 et 0,59 pour le cerf, le chevreuil et le chamois respectivement.

Les prédictions résultantes corrigées de la détection de l'abondance de cerfs par transect et par hiver variaient de 0,07 à 10,68 individus. Après avoir fait la moyenne des hivers, l'abondance estimée des proies allait de 0,30 à 7,23 individus par transect. Les prédictions de l'abondance des chevreuils allaient de 0,23 à 6,46 individus dans un hiver donné, et de 0,40 à 4,93 après avoir fait la moyenne entre les hivers. Pour les chamois, les valeurs d'abondance respectives étaient de 0,07 à 7,65 et de 0,11 à 6,45 individus. Les transects dont le nombre d'individus était élevé ou faible au cours d'un hiver avaient tendance à se classer de la même manière au cours des autres hivers, ce qui suggère que les moyennes entre les hivers reflétaient correctement les schémas généraux de densité des espèces de proies (figure S2).

### 3.2 Densités relatives d'ongulés

Les densités hivernales élevées de cerfs rouges ont été constatées généralement dans les zones où la température ambiante hivernale est plus élevée et les précipitations plus faibles, ainsi que dans

les zones où la proportion d'éboulis est faible dans le paysage général (tableau 4a). Les densités relatives prédites allaient de 0 à 5,49 individus par 100 ha (figure 2a). Les densités de chevreuils d'hiver étaient les plus élevées dans les zones présentant une forte proportion de forêts dans la zone tampon de 50 ha du transect, et également en cas de faibles précipitations hivernales (tableau 4b). Les densités hivernales prédites de chevreuils variaient de 1,33 à 4,48 individus par 50 ha (figure 2b). L'habitat hivernal du chamois était aussi principalement caractérisé par des précipitations hivernales inférieures à la moyenne et une faible proportion de prairies dans le paysage élargi. Il y avait quelques preuves, mais aucune statistiquement significative, d'une préférence pour les pentes plus raides (tableau 4c). Les densités hivernales relatives prédites de chamois allaient de 0 à 6,30 individus par 50 ha (figure 2c). Ainsi, les densités relatives prédites regroupées de toutes les principales espèces de proies du loup allaient de 1,34 à 11,65 individus par 50 ha, ce qui donne une biomasse globale de proies allant de 23,43 à 304,01 kg par 50 ha (Figure 2d, e).



**FIGURE 2** Densités relatives prédites de (a) cerfs rouges (allant de 0 à 5,5 individus par 100 ha), (b) chevreuil (1,3-4,5 individus par 50 ha), (c) chamois (0-6,3 individus par 50 ha), (d) tous les ongulés groupés (1,34-11,65 individus par 50 ha) et (e) biomasse relative prédite des ongulés (23,43-304,01 kg par 50 ha). La zone ombragée représente le canton du Valais (voir Figure 1) tandis que les zones colorées représentent la zone d'étude



**TABLEAU 4** Meilleurs modèles de prédiction des densités relatives de cerfs (a), de chevreuils (b) et de chamois (c), avec estimations, erreurs standard (SE) et valeurs p. Pour le cerf rouge et le chevreuil, nous avons supposé une distribution de Poisson et pour le chamois une distribution binomiale négative gonflée à zéro. Pour le chamois, seule la partie comptage du modèle binomial négatif gonflé à zéro est présentée (la partie binomiale est fournie dans le tableau S3).

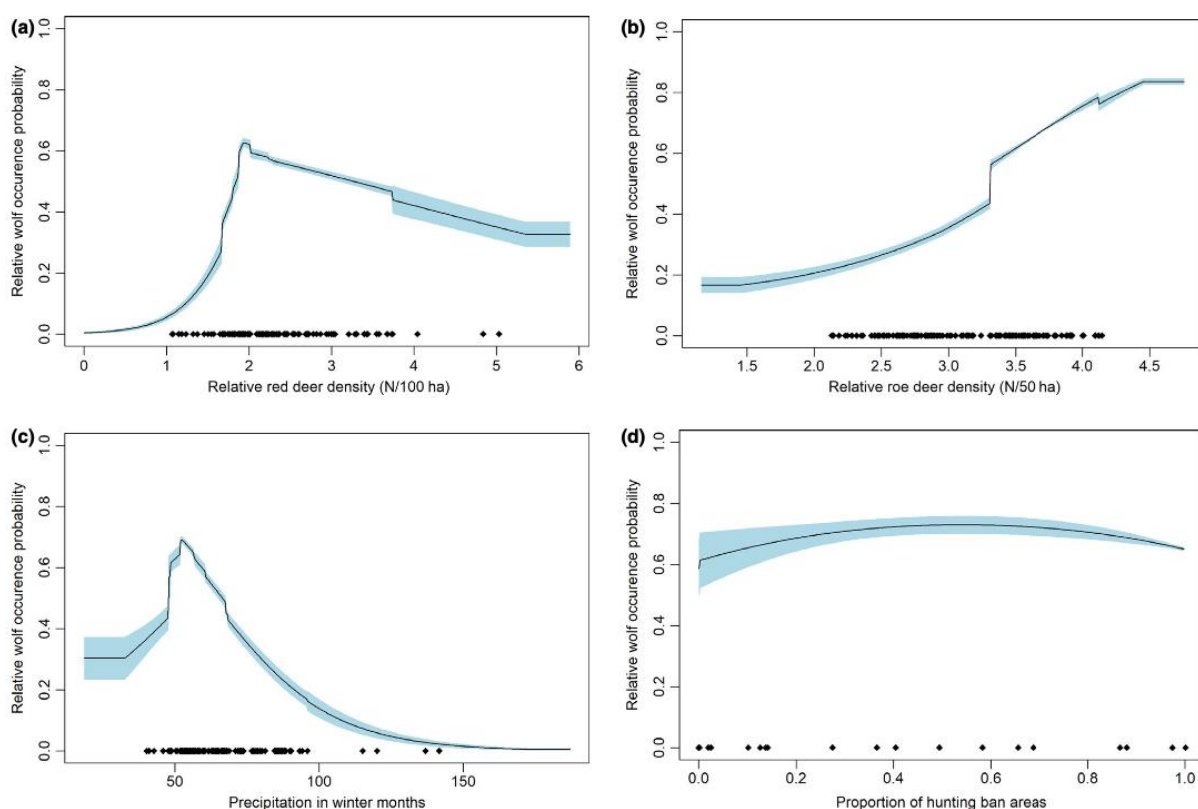
Variable	Estimate	SE	p value
<b>(a) Red deer</b>			
Intercept	1.556	0.239	<0.001
Grassland	0.523	0.307	0.089
Scree	-6.131	2.175	0.005
Winter temperature	0.013	0.005	0.004
Winter precipitation	-0.008	0.002	0.002
<b>(b) Roe deer</b>			
Intercept	1.268	0.201	<0.001
Forest	0.435	0.216	0.044
Rivers and Creeks	-1.241	0.814	0.127
Winter precipitation	-0.004	0.002	0.017
<b>(c) Chamois</b>			
Intercept	0.972	0.427	0.023
Coniferous forest	0.165	0.359	0.646
Distance to roads/rails	-9.12e-5	4.69e-4	0.846
Grassland	-1.358	0.489	0.005
Rock	0.160	1.258	0.899
Sheep and goats	-0.291	2.188	0.894
Slope	0.021	0.012	0.083
Winter precipitation	-0.005	0.003	0.079

**TABLEAU 5** Variables expliquant le mieux la probabilité relative d'occurrence du loup, classées selon leur contribution en pourcentage au gain global du modèle (voir Phillips et al., 2006). L'importance de la permutation indique la baisse de l'aire sous la courbe des caractéristiques d'exploitation du récepteur (AUC, normalisée en pourcentages) d'un modèle où les valeurs de la variable respective sont permutées aléatoirement par rapport au modèle final. Les symboles indiquent le type de réponse, + indiquant une réponse positive, - une réponse négative et  $\cap$  une réponse unimodale. L'AUC moyenne sur cinq validations croisées était de 0,83 (SD : 0,02).

Variable	Percent contribution (%)	Permutation importance (%)	Response
Red deer relative density (N/100 ha)	30.6	42.6	$\cap$
Roe deer relative density (N/50 ha)	21.9	13.2	+
Average winter precipitation (mm)	19.4	30.3	$\cap$
Proportion of game reserves (%)	15.9	4.9	$\cap$
Eastness	10.7	4.2	+
Frequency of anthropogenic areas (%)	1.5	4.7	-

### 3.3 Sélection de l'habitat par le loup

Avec une contribution globale de 31 % (importance de la permutation de 43 %, voir la légende du tableau 5), la densité relative de cerfs rouges est le meilleur prédicteur de la présence du loup, suivie de la densité relative de chevreuils (contribution de 22% et importance de la permutation de 13%) et des précipitations hivernales (contribution de 19% et importance de la permutation de 30%) (Tableau 5). La probabilité relative de la présence du loup augmente fortement avec l'augmentation de la densité de cerfs rouges, atteignant un pic à une densité relative de deux individus par 100 ha, suivi d'une légère diminution (voir la courbe de réponse de la figure 3a), tandis qu'elle présente une relation positive continue avec la densité relative de chevreuils (figure 3b). En revanche, la densité des chamois, la densité relative globale des proies et la biomasse n'ont pas été retenues dans le modèle, alors que la présence de réserves de gibier a eu un effet positif (contribution de 16 % ; figure 3d). Les zones à fortes précipitations hivernales ont été évitées (Figure 3c). Enfin, les pentes orientales ont été privilégiées (11% de contribution). Les zones anthropiques ont eu tendance à être évitées, mais cette variable a très peu contribué (1,5 %). Dans l'ensemble, avec une AUC moyenne de 0,83 (SD : 0,02) sur les cinq répétitions de validation croisée, la présence de loups a pu être prédite avec un haut niveau de précision. La figure 4 illustre la probabilité relative de la présence du loup dans la zone d'étude en hiver.



**FIGURE 3** Courbes de réponse univariées des quatre variables contribuant le plus à expliquer la variation de la probabilité relative de présence du loup. La probabilité relative de présence du loup est représentée en réponse à (a) la densité relative de cerfs rouges par 100 ha, (b) la densité relative de chevreuils par 50 ha, (c) les précipitations en hiver et (d) la proportion de réserves de chasse. Ces quatre variables combinées ensemble contribuent à environ 90% du modèle de loup (tableau 5). Les points noirs représentent les lieux de présence des loups le long de la plage de variables. Les courbes de réponse marginales sont fournies dans la figure S4.

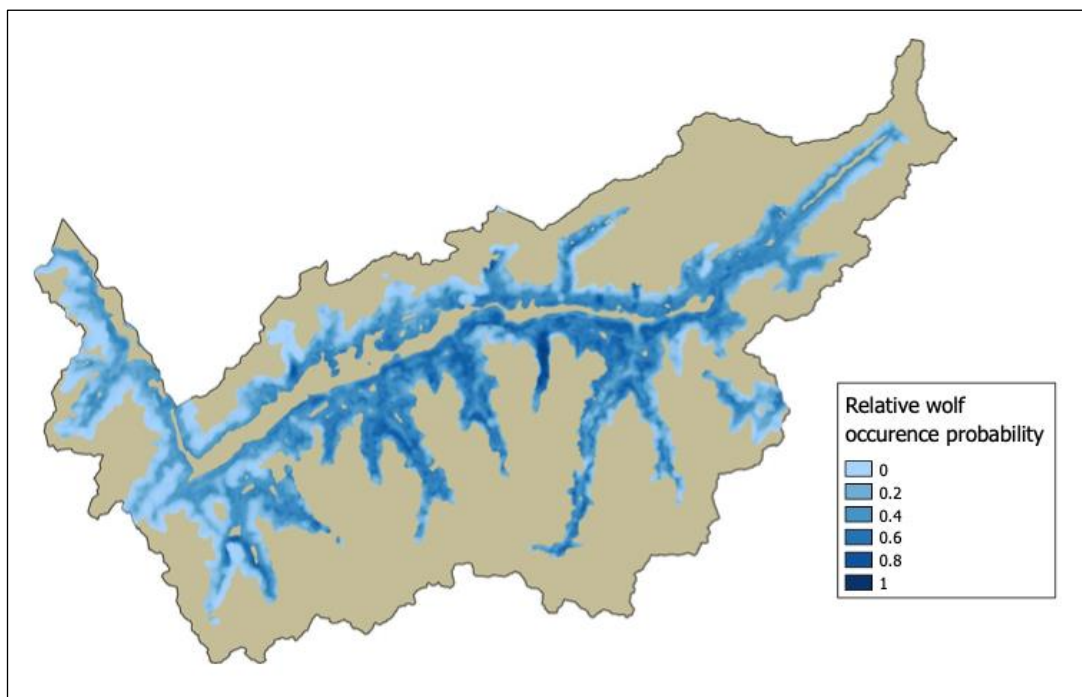


FIGURE 4 Probabilité relative d'occurrence du loup (sortie logistique Maxent) dans la zone d'étude

## 4 | DISCUSSION

Notre étude suggère que la densité de cerfs rouges, et dans une moindre mesure de chevreuils, est le principal moteur de l'établissement du loup dans les Alpes occidentales, lorsque l'on considère les zones à présence humaine limitée. Cela illustre l'importance primordiale d'inclure des estimations précises de l'abondance des proies dans les modèles spatialement explicites de sélection de l'habitat pour les prédateurs, un aspect qui a trop souvent été négligé (Gehring & Potter, 2005 ; Hebblewhite & Merrill, 2008 ; Jedrzejewski et al., 2004 ; Kabir et al., 2017 ; mais voir Hebblewhite et al., 2014 ; Jedrzejewski et al., 2008 ; Massolo & Meriggi, 1998 ; Potvin et al., 2005). En comparaison, les facteurs anthropiques n'ont pratiquement joué aucun rôle dans notre zone d'étude. Cependant, comme nous nous sommes concentrés ici sur les zones forestières d'altitude intermédiaire et avons exclu le fond de vallée densément peuplé, l'importance réelle de la présence humaine sur la distribution des loups dans notre zone d'étude ne peut être déduite de nos données.

Le fait que le cerf rouge joue un rôle plus important que le chevreuil indique en outre que ce grand ongulé pourrait bien représenter le meilleur compromis énergétique pour la prédation du loup dans les Alpes occidentales, en accord avec les prédictions de la **théorie** de la recherche optimale de nourriture (Stephens & Krebs, 1986). Cette hypothèse est corroborée par le fait que, dans notre modèle, les espèces de proies considérées individuellement contribuent davantage aux schémas d'occurrence spatiale du loup que la densité relative globale des proies et la biomasse. Les modèles spatiaux qui intègrent des informations détaillées et à haute résolution sur l'approvisionnement en proies spécifiques aux espèces sont donc nécessaires pour faire des prédictions fiables sur l'adéquation de l'habitat pour la recolonisation des loups.

### 4.1 | Estimation de l'abondance des proies en cas de détection imparfaite

Les principales proies du loup en Valais sont des animaux vivant en forêt, assez insaisissables (Coppes, Burghardt, Hagen, Suchant, & Braunisch, 2017) dont l'abondance est difficile à estimer. Les méthodes conventionnelles d'enquête d'ongulés incluent les comptages visuels directs, les

comptages d'excréments et de traces, le piégeage par caméra sur sentier et l'échantillonnage génétique (Ebert, Sandrini, Spielberger, Thiele, & Hohmann, 2012 ; Forsyth, MacKenzie, & Wright, 2014 ; Singh & Milner-Gulland, 2011). Largement déployés, ils concernent surtout des suivis pour estimer les tendances des populations (Singh & Milner-Gulland, 2011). Cette étude montre que le suivi de la neige est une autre méthode précieuse pour estimer l'abondance relative des proies. Cependant, elle nécessite de longues périodes de couverture neigeuse et est logistiquement difficile à mettre en œuvre. De plus, la prise en compte de la probabilité de détection - qui dépend de l'espèce, de l'observateur et de l'environnement - nécessite au moins deux visites par transect et par saison. L'importance de la prise en compte de la probabilité de détection est confirmée par le fait que différentes variables liées aux conditions de neige expliquent la probabilité de détection au cours des différentes années de l'étude, ce qui indique des différences dans la variance intra-annuelle des variables des conditions de neige. La limitation de l'échantillonnage à deux visites est l'approche que nous avons dû adopter compte tenu des contraintes logistiques liées au travail dans une vaste zone (deux cent huit transects de 1 km sur environ 3 700 km<sup>2</sup>). Il n'est pas surprenant que cela ait entraîné des intervalles de confiance assez larges dans nos estimations.

#### 4.2 Densités d'ongulés

Nos modèles ont révélé différents schémas spécifiques aux espèces pour les densités d'ongulés. Pour le cerf élaphe, une espèce transhumante des Alpes, les densités hivernales les plus élevées ont été observées à faible altitude, près du fond des vallées, c'est-à-dire là où se trouvent les terrains herbeux plus accessibles pour la recherche de nourriture en hiver (Luccarini et al., 2006). La densité hivernale des chevreuils, en revanche, était beaucoup plus homogène dans toute la zone d'étude ; cette espèce occupe le même territoire toute l'année. Pour le chamois, le schéma était plus complexe et les zones prédites avec des densités relatives élevées étaient distribuées de manière beaucoup plus disparate. Cela reflète la plus grande amplitude de l'habitat et de l'altitude de cette espèce, qui peut également rester au-dessus de la limite des arbres en hiver (Baumann, 2005).

#### 4.3 Sélection de l'habitat du loup

La densité de cerfs semble être le moteur de l'utilisation de l'habitat hivernal des loups dans notre région d'étude (contribution explicative de 53,5%). Ceci est en accord avec les résultats de Weber et Hofer (2010), qui ont trouvé que les cerfs rouges et les chevreuils constituent la majorité des proies sauvages consommées par les loups en Suisse. La courbe de réponse (figure 3a) suggère en outre une probabilité relative élevée de présence du loup en hiver dès que la densité de cerfs rouges atteint deux individus par km<sup>2</sup>. La légère diminution de la probabilité relative de présence des loups au-delà de cette densité, qui semble contre-intuitive à première vue, pourrait s'expliquer par un simple effet de bouclier humain (Kuijper et al., 2016). En effet, en hiver, les cerfs rouges se concentrent près des fonds de vallée densément peuplés, qui semblent être évités par les loups. Les fonds de vallées eux-mêmes cependant, qui se composent principalement d'habitations, d'infrastructures de transport et d'agriculture intensive, ont été exclus de cette étude.

Pour le chevreuil, une probabilité relative de présence du loup comparativement élevée est atteinte avec environ quatre individus par 50 ha (c'est-à-dire huit chevreuils par km<sup>2</sup>). Il est intéressant de noter que ce rapport de densité de proies (1 : 4) correspond bien au rapport des masses corporelles vidées spécifiques aux espèces (1 : 4,5 ; cerf rouge : 79 kg vs. chevreuil : 17,5 kg). Ce résultat souligne l'importance de prendre en compte non seulement l'abondance globale des proies mais aussi l'abondance spécifique des espèces de proies dans les prédictions de l'aire de répartition des prédateurs. Dans deux modèles antérieurs d'adéquation de l'habitat du loup pour l'ensemble des

Alpes et pour le Nord-Ouest des Alpes suisses (Glenz et al., 2001 ; Landry, 1997), l'habitat a été prédit comme étant plus approprié dans la partie Nord-Ouest de notre zone d'étude que dans la partie Sud-Est, un modèle opposé à nos résultats (Figure 4). Falcucci et al. (2013) ont prédit une plus grande présence de loups à haute altitude, principalement au-dessus de la limite des arbres, ce qui contraste également avec notre modèle. Ces divergences peuvent provenir, d'une part, du fait que les trois modèles cités ont été calibrés en dehors de la Suisse alors que l'approvisionnement en proies était soit ignoré (Landry, 1997), soit estimé sur la base de proxies extrêmement grossiers (Falcucci et al., 2013 ; Glenz et al., 2001). D'autre part, il faut reconnaître que notre modèle est limité à l'hiver. Un modèle estival approprié corroborerait probablement les résultats de Falcucci et al. (2013), car le cerf rouge de la zone d'étude est un transhumant en altitude.

Étant donné que la population de loups est en train de s'établir et que, par conséquent, sa densité est encore très faible, les observations de loups recueillies systématiquement ont été complétées par des données recueillies de manière opportuniste. Pour ces dernières, nous ne pouvons pas exclure un biais de l'observateur, par exemple, vers des zones plus accessibles. Cependant, nous considérons ce biais potentiel comme infime car il aurait entraîné un effet positif des zones ou infrastructures anthropiques, alors que nous avons trouvé le contraire. En raison de la conception de notre étude, nos résultats ne sont applicables qu'aux zones d'élévation intermédiaire et de couverture forestière étendue, c'est-à-dire en excluant les zones densément peuplées et les sommets des montagnes. Toutefois, comme il s'agit là de l'habitat principal du loup en Suisse, nous sommes en mesure de faire une prédiction valable de l'implantation future des loups dans le pays ainsi que dans les régions voisines.

L'établissement de la population de loups dans les Alpes européennes sera essentiel pour la connexion des populations de loups dans toute l'Europe (Genovesi, 2002 ; Randi, 2011). Une prédiction correcte des futures zones d'établissement permet d'anticiper les endroits où les conflits homme-loup se produiront à l'avenir, et où les mesures adaptatives ou préventives doivent être menées en priorité. Il peut s'agir d'activités éducatives autour du danger que représentent les loups pour notre intégrité physique, de mesures de protection du bétail, ainsi que de l'adaptation des plans de chasse aux principales espèces proies du loup. Des informations précises sur la densité des proies, en particulier des cerfs et des chevreuils, comme c'est le cas dans les Alpes, seront essentielles pour un aménagement du territoire et des prévisions fiables, ce qui nécessite un suivi systématique des espèces proies dans les zones où les loups reviennent ou devraient revenir.