

## Visites de loups à proximité des habitations humaines en Finlande : rôle de l'âge, de la densité d'habitations et de l'heure de la journée

Biological Conservation 198 (2016) 9–14

Contents lists available at ScienceDirect

**Biological Conservation**

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/bioc](http://www.elsevier.com/locate/bioc)




**Wolf visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day**

Ilpo Kojola <sup>a,\*</sup>, Ville Hallikainen <sup>a</sup>, Kari Mikkola <sup>a</sup>, Eliezer Gurarie <sup>b</sup>, Samuli Heikkinen <sup>c</sup>, Salla Kaartinen <sup>c</sup>, Ari Nikula <sup>a</sup>, Vesa Nivala <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Natural Resources Institute Finland (Luke), Box 16, FI 96301 Rovaniemi, Finland  
<sup>b</sup> Department of Biology, University of Maryland, College Park, MD 20742, USA  
<sup>c</sup> Natural Resources Institute Finland (Luke), Paavo Havaksentie 3, FI 00014, University of Oulu, Finland



### Résumé

Les grands mammifères carnivores, tels que le loup gris (*Canis lupus*), se sont récemment étendus aux paysages dominés par l'homme dans de nombreuses régions. Bien que les loups aient tendance à éviter les infrastructures humaines, les visites à proximité des habitations humaines peuvent être inévitables dans les territoires fortement fragmentés par des zones résidentielles. **Les visites dans les cours de maison sont particulièrement préoccupantes : selon la législation Finlandaise, les loups qui s'approchent de manière répétée à moins de 150 m d'une habitation résidentielle la plus proche peuvent légalement être abattus pour la sécurité humaine.** Nous avons analysé la distance moyenne des cours des maisons et la probabilité de visite des cours des maisons par les loups en fonction du sexe, de la classe d'âge, de l'heure de la journée, de la saison et de la densité des maisons pour 25 loups territoriaux suivis par GPS en Finlande. En général, les loups évitent les maisons - avec des distances moyennes plus élevées qu'à partir d'emplacements aléatoires sur le territoire. Cette différence s'accroît avec la diminution de la densité des maisons pour les subadultes, tandis que pour les adultes, cette différence diminue légèrement avec la diminution de la densité des maisons. La probabilité de visite des cours des maisons augmente avec la densité des maisons, elle est beaucoup plus élevée la nuit que le jour, une différence qui s'accroît avec la densité des maisons. Les subadultes visitaient plus souvent les cours des maisons que les loups adultes au cours du premier été suivant la dispersion printanière de la meute natale vers un territoire, mais il n'y avait aucune différence en hiver. L'indication que les loups apprennent en l'espace d'une saison à éviter de s'installer à proximité d'habitations dans des territoires dominés par l'homme se produit lorsque le territoire devient plus familier aux loups, ce qui est un résultat notable pour la gestion.

### 1. INTRODUCTION

Les grands mammifères carnivores étaient autrefois contraints de se retirer des paysages dominés par l'homme (Woodroffe, 2000) mais dans de nombreuses régions, ils sont récemment revenus (Okarma, 1993 ; Swenson et al., 1995 ; Breitenmoser, 1998 ; Mech et Boitani, 2003 ; Bragina et al., 2015). Il existe notamment de nombreuses populations de loups gris (*Canis lupus*) en voie de

rétablissement en Europe (Chapron et al., 2014). Bien que la situation des territoires de reproduction des loups indique que les loups ont tendance à spatialement éviter les infrastructures humaines (Mladenoff et al., 1995 ; Karlsson et al., 2007 ; Kaartinen et al., 2005, 2015), les mouvements des loups à proximité des habitations humaines sont probablement inévitables lorsque les loups vivent dans des zones de forte activité humaine.

Le loup est un animal admiré mais aussi craint. Cette crainte découle à la fois de légendes et de quelques incidents confirmés où des loups ont attaqué des humains (Løe et Røskaft, 2004 ; Behdarvand et al., 2014). Tout en causant occasionnellement des déprédations de bétail dans les pâturages à l'extérieur des villages, les loups peuvent parfois s'introduire dans les cours des maisons et attaquer les chiens domestiques (Fritts et Paul, 1989 ; Kojola et Kuittinen, 2002 ; Kojola et al., 2004). Les conflits liés à l'expansion de l'aire de répartition des loups ont suscité des campagnes contre les politiques de gestion des loups, considérées comme trop axées sur la conservation (Brownlow, 2000 ; Skogen et al., 2008 ; Lyon et Graves, 2014).

En Europe du Nord, les densités humaines sont relativement faibles (Chapron et al., 2014), et les loups prospèrent généralement dans les zones forestières modifiées par l'homme. Par exemple, en Finlande, la plupart ont appris à utiliser les routes forestières pour faciliter leurs déplacements et évitent fortement les routes pavées (Gurarie et al., 2011). Le nombre de loups en Finlande a commencé à augmenter vers le milieu des années 1990, après que leur statut légal de conservation se soit amélioré (Bisi et al., 2007 ; Kojola et al., 2014). Le nombre de meutes familiales est passé de 4 à 25 entre 1996 et 2006 (Kojola et al., 2014). L'estimation actuelle de la population est de 220-240 loups et le loup est classé comme une espèce hautement menacée (Rassi et al., 2010). La taille de la population a été principalement limitée par le braconnage et la chasse légale (Jansson et al., 2012 ; Kojola et al., 2014). Au début des années 2000, les premiers disperseurs du noyau de l'aire de répartition orientale ont établi des territoires dans la partie la plus occidentale de la Finlande, où les loups étaient absents depuis environ 100 ans (Kojola et al., 2006). Dans ces nouveaux territoires occidentaux de l'espèce, la densité moyenne d'humains est plusieurs fois plus élevée que dans leurs territoires natals à l'est et le paysage est plus fragmenté par les fermes et les infrastructures humaines.

En Finlande, la population de loups est contrôlée par une gestion de la chasse basée sur des quotas ou des permis spéciaux. Les mouvements de loups à proximité des habitations humaines ont été l'un des critères les plus importants pour l'obtention d'une licence pour tuer un loup (par exemple, le ministère de l'Agriculture et des Forêts, décision 277/13/2012). Par conséquent, nous avons examiné les données de loups suivis à distance dans toute la Finlande pour explorer les **facteurs** qui pourraient expliquer la variation de la fréquence des visites des loups près des habitations. Nos prédictions de premier ordre étaient que (1) les loups s'approchent plus souvent des maisons la nuit que le jour, car les loups Européens sont principalement nocturnes (Ciucci et al., 1997 ; Kusak et al., 2005 ; Theuerkauf et al., 2007) et que (2) la densité globale des habitations pourrait influencer la probabilité à laquelle les visites se produisent car la sélection d'une ressource donnée peut varier en fonction de sa disponibilité (Myysterud et Ims, 1998 ; Benson et al., 2015). Il a été démontré que les visites sont plus fréquentes avec une densité humaine plus élevée chez les couguars (*Puma concolor* ; Knopff et al., 2014) et les loups dans les Rocheuses Canadiennes (Hebblewhite et Merrill, 2008). Nous nous attendions également, sur la base de « **l'hypothèse de la naïveté** » (voir la revue d'Elfström et al., 2012), à ce que (3) les loups subadultes s'approchent davantage des cours des maisons que les individus adultes. Enfin, la sélection sexuelle qui favorise les **traits de personnalité**

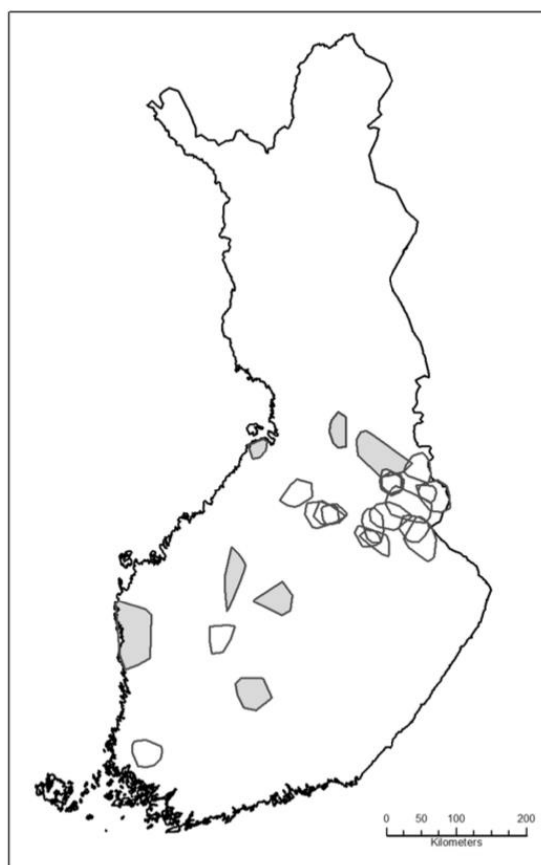
différentiels et l'**audace** est probablement plus importante pour la condition physique des mâles que pour celle des femelles (Smith et Blumstein, 2008). **En se basant également sur le fait que chez les chiens domestiques, les mâles sont généralement plus audacieux que les femelles** (Kubinyi et Miklosi, 2009 ; Starling et al., 2013), nous avons supposé que (4) les loups mâles pourraient se rapprocher des bâtiments résidentiels plus souvent que les femelles.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2.1. Données

Nos 25 territoires de loups étaient situés dans le sud et l'est de la Finlande (Fig 1.). Chaque territoire était représenté par un loup. Nous les avons capturés et munis de colliers émetteurs GPS (Global Positioning System) - GSM (Global System avec Mobile) qui fournissaient la position des loups à 4 heures d'intervalle. Les loups ont été capturés au cours de la période 2003-2012 en les faisant tourner en boucle depuis une motoneige ou en les faisant dériver depuis l'hélicoptère. Les détails de la procédure de capture et d'immobilisation sont donnés ailleurs (Kojola et al., 2006 ; Wabakken et al., 2007). Aucun des loups de l'étude n'avait de collier à la fin de l'année 2014 car ils l'avaient déposé (le dépôt était prévu 2 ans après la pose) ou avaient été tués légalement ou illégalement. Lorsque nous avons des données pour plus d'un loup dans un territoire donné, nous avons sélectionné l'individu qui a fourni le plus grand nombre de localisations. Le nombre d'emplacements par loup était en moyenne de 1269 ( $\pm$  590 SD, fourchette 447-2789) et la durée de la période d'étude de 270 jours ( $\pm$  98 SD, fourchette 126-607 jours). Nous n'avons pas mesuré l'erreur de télémétrie mais selon une revue de la littérature, l'erreur moyenne de localisation des colliers GPS est de 9,7 m (Cain et al., 2005).

Nous avons divisé les loups de notre étude par sexe (10 femelles, 15 mâles) et par statut reproductif. La catégorie des adultes ( $n = 18$ ) était constituée de loups accouplés, tandis que les subadultes ( $n = 7$ ) étaient des animaux qui s'étaient dispersés de leur territoire natal et avaient établi de nouveaux territoires au cours du printemps (voir Kojola et al., 2006 ; Kojola et al., 2009). **Les subadultes étaient donc nécessairement naïfs par rapport à leur habitat, en particulier durant le premier été.** Nous avons défini les limites du territoire comme des polygones convexes minimum à 100% (MCPs, Fig. 1). **Nous avons choisi le MCP 100% précisément parce qu'il s'agit d'une mesure généreuse de l'utilisation de l'espace par les loups qui inclut des zones périphériques rarement visitées** et que notre étude se concentre sur des événements rares tels que les visites à proximité des habitations. Les emplacements géographiques des bâtiments résidentiels (généralement appelés maisons par la suite) ont été obtenus à partir des registres officiels qui fournissent l'emplacement des maisons avec une précision de  $\pm$  5 m. Pour tester l'effet de la densité des maisons, nous avons calculé les distances entre l'emplacement aléatoire et la maison la plus proche pour chaque position de loup dans le territoire donné en utilisant le programme ESRI ArcGIS for Desktop 10.2.1. Le coefficient de variation (CV) des distances aléatoires ne dépendait pas de la taille de l'échantillon (plage 447-2789, Pearson  $r = 0,335$ ,  $P = 0,102$ ,  $n = 25$ ). Nous avons choisi cette variable au lieu de la simple variable maisons/superficie car elle reflète plus précisément l'empreinte humaine sur un territoire en tenant compte du regroupement ou du non-regroupement spatial des maisons. Les densités moyennes de maisons parmi les territoires variaient entre 0,2-3,2 maisons/km<sup>2</sup>. Le moment de la journée a été classé en nuit et jour selon les heures de coucher et de lever du soleil (<http://www.moisio.fi/taivas/aurinko.php>) dans diverses localités de Finlande. Pour estimer l'effet saisonnier, l'année civile a été divisée en été (mai-septembre) et en hiver (octobre-avril).



**Fig 1.** Territoires de loups de l'étude ( $n = 25$ , limites du territoire sous forme de polygones convexes minimum de 100%) en Finlande. Chaque territoire est représenté par un seul loup muni d'un collier GPS. La couleur grise indique les loups subadultes

## 2.2. Analyse statistique

### 3. RESULTATS

La distance moyenne entre l'emplacement du loup et la maison la plus proche était de 2362 m (plage 13-9489 m) par rapport à 1713 m (plage 2-9043 m) pour les points aléatoires dans les 25 territoires. **Le modèle linéaire qui a relié les distances des loups aux distances aléatoires de la maison la plus proche a fourni des preuves d'évitement, avec un indice moyen d'évitement de - 0,18.** La différence entre les loups subadultes et les loups adultes augmentait avec la densité des maisons (Tableau 1, Fig. 3).

**Tableau 1.** Écart moyen entre la distance des loups par rapport à la maison la plus proche et la distance des emplacements aléatoires par rapport à la maison la plus proche en Finlande. Le  $R^2$  ajusté au modèle est 0,22,  $F_{3,21} = 3,29$  et  $P = 0,041$

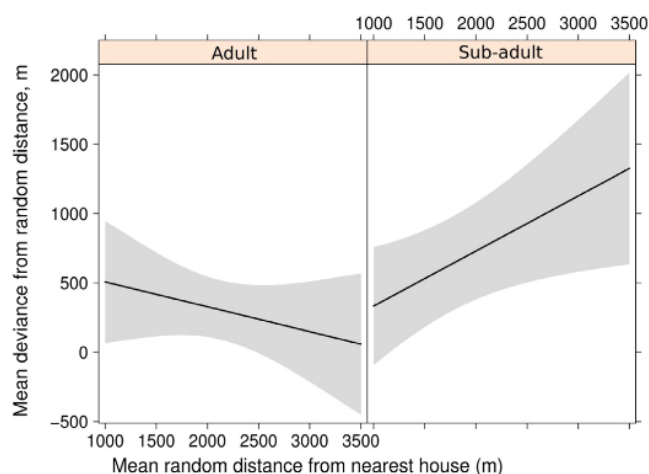
Variable	Estimate	SD	t-value	P
Intercept	685.85	363.50	1.89	0.073
Wolf status (subadult vs adult)	-750.77	492.80	-1.52	0.143
Distance from the nearest house	-0.18	0.16	-1.10	0.285
Wolf's status * distance from the nearest house	0.58	0.23	2.48	0.022

La proportion moyenne d'emplacements à moins de 1000 m de la maison la plus proche était de 0,22 ( $n = 25$  loups), allant de 0,02 à 0,77 entre les individus (Fig. 4). Les différences relatives entre les probabilités observées avec lesquelles les loups et les emplacements aléatoires étaient à <1000 m de la maison la plus proche étaient les plus élevées lorsque la probabilité des emplacements

aléatoires était faible (Fig. 4). Dans l'analyse de la probabilité d'entrée dans la cour de la maison (<150 m de la maison la plus proche) quatre variables étaient significatives : (1) l'heure de la journée, (2) la distance entre l'emplacement aléatoire et la maison la plus proche, (3) l'interaction entre la densité des maisons et l'heure de la journée, et (4) l'interaction entre le statut du loup et la saison (Tableau 2). Nous avons exécuté un modèle supplémentaire en utilisant des distances standardisées et centrées, ce qui a donné lieu à des coefficients et des erreurs standard différents (Tableau 2). Les valeurs *t* et les probabilités étaient les mêmes que dans les modèles où les distances originales étaient utilisées.

**Tableau 2.** Les coefficients et le tableau d'analyse de la déviance (tests de type III) dans le modèle logistique autorégressif pour la probabilité de visites de loups à moins de 150 m de la maison la plus proche en Finlande. Une distance aléatoire dans la distance entre un endroit aléatoire et la maison la plus proche dans le territoire des loups. L'intercept, les coefficients et les erreurs standard des modèles avec distances standardisées sont donnés entre parenthèses

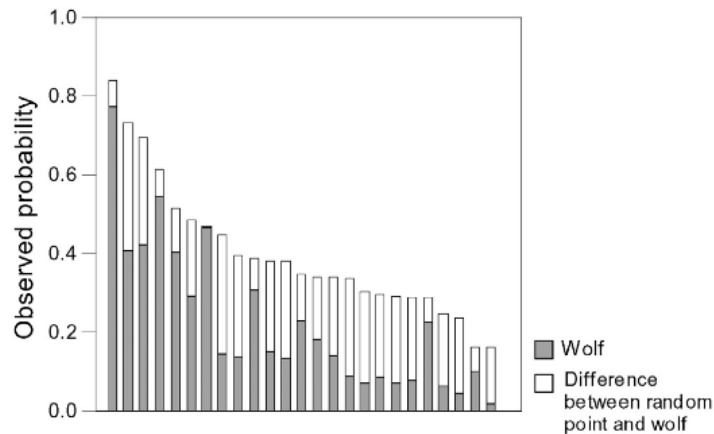
Variable/category	Coefficient	Standard error	Df	t/chi-square	P
<b>Fixed effects</b>					
Intercept	-5.471 (-4.936)				
Random distance (RD)	$3.48 \cdot 10^{-4}$ (0.261)	$2.95 \cdot 10^{-4}$ (0.222)	22	1.177	0.252
Wolf's status (ref. adult)			1	11.143	0.001
- Sub-adult	1.055	0.316	22	3.336	0.003
Time of day (ref. day)			1	67.484	<0.001
- Night	3.767	0.459	6978	8.211	<0.001
Season (ref. summer)			1	3.270	0.071
- Winter	-0.376	0.208	6978	-1.807	0.071
Time of day * RD			1	16.111	<0.001
- Night * RD	$1.106 \cdot 10^{-3}$ (-0.832)	$2.757 \cdot 10^{-4}$ (0.207)	6978	-4.012	<0.001
Wolf's status * Season			1	7.757	0.005
- Sub-adult * winter	-0.791	0.284	6978	-2.784	0.005
<b>Random effects</b>					
Variable/category		Variance			Phi
Wolf (intercept)		0.149			
Residual		0.962			0.051



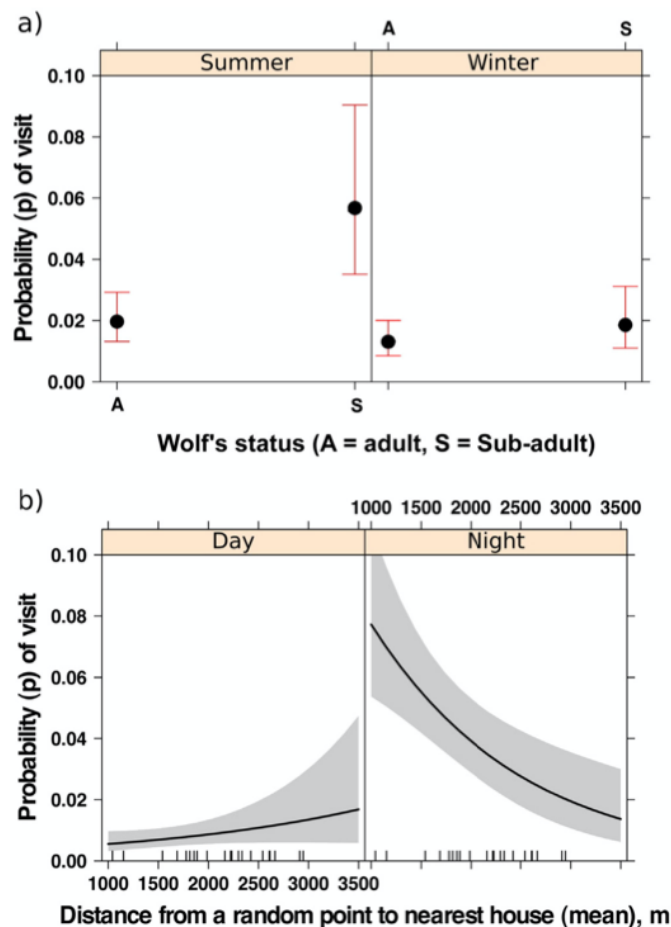
**Fig. 3.** Déviation de la distance moyenne des loups adultes et subadultes à la maison la plus proche par rapport à une distance aléatoire à la maison la plus proche avec des distances aléatoires croissantes en Finlande

En **été**, les loups subadultes visitaient les cours des maisons environ trois fois plus souvent que les adultes, mais cette différence n'existait pas en hiver (Fig 5a). Les probabilités dans les données taillées et non taillées étaient respectivement de 0,06 *vs* 0,02 et 0,007 *vs* 0,002. L'heure de la journée a un effet important et cette variable a interagi avec une distance aléatoire sur la probabilité de visites de loups dans les cours des maisons (Fig 5b). La probabilité de visites diurnes était extrêmement faible et n'était pas influencée par la densité de maisons dans le territoire du loup (Fig 5b). Les chiffres obtenus par l'analyse ROC ont montré une bonne efficacité de classification pour le modèle : Le ROC pour la composante fixe était de 0,80, et de 0,81 pour la combinaison des composantes fixe et aléatoire.

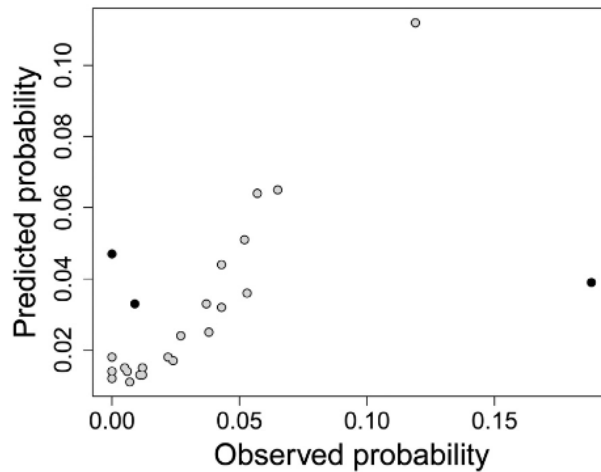
Dans le modèle analysant les données rognées, la probabilité moyenne prédite pour la partie fixe était de 0,039 et de 0,042 en utilisant les parties fixe et aléatoire du modèle. La probabilité moyenne observée était également de 0,042. Dans le modèle utilisant tous les emplacements, la probabilité moyenne était de 0,007 en utilisant la partie fixe et de 0,009 en utilisant à la fois les parties fixe et aléatoire, avec une probabilité observée correspondante de 0,009. Les deux modèles ont donc très bien prédit les probabilités moyennes. Notre modèle a bien prédit les probabilités observées pour 22 des 25 loups (Fig. 6).



**Fig. 4.** Probabilité observée que le loup se trouve à <1000 m de la maison la plus proche par rapport à la probabilité que des distances aléatoires (RD) se trouvent à <1000 m de la maison la plus proche dans les 25 territoires étudiés en Finlande



**Fig. 5.** Interaction entre le statut du loup et la saison (a), et entre l'heure de la journée et une distance aléatoire de la maison la plus proche (b), sur la probabilité que les loups se rendent à moins de 150 m d'une maison en Finlande



**Fig. 6.** Probabilités observées et prédites avec lesquelles les loups visitent <150 m des maisons en Finlande. Les probabilités prédites ont été obtenues à partir d'un modèle logistique autorégressif utilisant les localisations GPS  $\leq 1000$  m de la maison la plus proche. Le modèle a traité le loup comme variable aléatoire, le sexe du loup, son statut (adulte, subadulte), la saison, l'heure de la journée et une distance aléatoire à la maison la plus proche comme variables fixes. Les symboles noirs sont des valeurs aberrantes

#### 4. DISCUSSION

Bien que les loups évitent les habitations humaines (Karlsson et al., 2007 ; Kaartinen et al., 2015 ; cette étude), nos résultats ont fourni des preuves que l'expansion des loups dans les paysages dominés par l'homme a conduit à une augmentation des visites nocturnes au sein des zones résidentielles. L'interaction bidirectionnelle entre une distance aléatoire à la maison la plus proche et l'heure de la journée est en accord avec une étude antérieure où Hebblewhite et Merrill (2008) ont montré qu'avec l'augmentation de l'activité humaine, les loups des Rocheuses Canadiennes affichaient un évitement spatio-temporel de l'activité humaine pendant le jour. L'activité nocturne des loups pourrait être principalement une adaptation à l'activité humaine, principalement diurne, et se refléterait donc plus fortement chez les loups vivant dans des paysages dominés par l'homme. Une plus grande activité nocturne permet aux loups dont le territoire se trouve dans des zones à forte activité humaine de mieux exploiter les ressources alimentaires disponibles à proximité des habitations humaines avec un risque de conflit réduit et une plus grande liberté de mouvement. En Finlande, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), une espèce non indigène, est une proie importante dans les territoires des loups du sud où les densités humaines sont les plus élevées (Ruusila et Kojola, 2010), qui est relativement bien adaptée à la vie à proximité des habitations humaines.

Même dans les territoires où la densité de maisons était plus élevée, le fait de se déplacer sur le territoire n'oblige pas nécessairement à se rendre dans les cours des maisons, celles-ci pouvant devenir des éléments du paysage de plus en plus familiers. Les loups adultes se déplaçaient légèrement plus près des maisons que les jeunes de l'année récemment installés mais ils montraient un évitement plus net dans les territoires où la densité de maisons était élevée. Cela pourrait être la conséquence d'une confiance et d'une cohérence accrues basées sur l'expérience et l'apprentissage antérieurs.

Les petites routes de gravier que les loups utilisent couramment lorsqu'ils se déplacent dans leurs territoires (Gurarie et al., 2011) relient les fermes et les petits villages et peuvent servir de route vers les cours des maisons. Ainsi, de nombreuses visites de cours de ferme sont peut-être une conséquence accessoire du déplacement le long des routes forestières. Cependant, dans certains

cas, la motivation ultime peut être la recherche de proies à proximité des maisons. Les chiens domestiques sont parfois attaqués par les loups dans les cours des maisons (Fritts et Paul, 1989 ; Kojola et al., 2004) et peuvent attirer les loups. En Finlande, 40 à 60 chiens sont tués par des loups chaque année, et près de la moitié de ces incidents ont lieu dans des cours de maison (I. Kojola, données non publiées). **Il est important de noter que les attaques ne sont pas la seule interaction possible, car les loups peuvent aussi occasionnellement s'accoupler et se reproduire avec des chiens** (Vila et al., 2003 ; Lescureux et Linnell, 2014).

La probabilité avec laquelle les loups pénètrent dans les cours des maisons ne diffère pas entre les femelles et les mâles, malgré le fait que les mâles de chiens domestiques ont tendance à être plus audacieux que les femelles (Kubinyi et Miklosi, 2009 ; Starling et al., 2013). Les visites dans les cours de maison fonctionnent comme une mesure plus valide de la personnalité en été qu'en hiver, lorsque les compagnons ont tendance à se rapprocher davantage (Ballard et al., 1991 ; Mech et Boitani, 2003).

L'interaction bidirectionnelle entre la saison et le statut du loup pourrait principalement soutenir **l'hypothèse de la naïveté** car tous les subadultes de notre étude étaient des yearlings qui venaient de s'installer dans une nouvelle zone après une dispersion qui a généralement lieu avec un pic saisonnier unimodal au printemps (Fritts et Mech, 1981 ; Ballard et al., 1987 ; Fuller, 1989 ; Kojola et al., 2006). **En hiver, les loups d'un an étaient plus expérimentés avec leur nouveau territoire.** Les mouvements des loups adultes légèrement plus proches des résidences pourraient être la conséquence d'une confiance accrue basée sur une expérience et un apprentissage antérieur.

## 5. IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

Lorsqu'un loup établit son territoire dans un paysage dominé par l'homme, le risque d'être tué par voie légale est accru car le taux de visites à proximité des résidences est influencé par la densité de celles-ci. La principale justification selon laquelle les autorités approuvent des permis spéciaux pour tuer les loups qui visitent les cours des maisons est la sécurité humaine. Il n'est pas certain que ces visites nocturnes soient liées à un risque concret pour la sécurité humaine. **Cependant, les traces ou les observations de loups à proximité d'établissements humains conduisent les conseils municipaux de Finlande à organiser le transport en taxi des écoliers, ce qui représente un coût supplémentaire important pour la conservation des loups.** L'indication que les loups pourraient apprendre à éviter de s'installer à proximité des résidences est que le territoire leur devient plus familier, ce qui est remarquable pour la gestion. Cela souligne la patience dans la prise de décision, malgré les fortes pressions politiques et publiques pour tuer un loup qui a été repéré près des zones résidentielles.

Certains loups semblent être motivés par la possibilité de s'attaquer aux chiens domestiques dans les cours des maisons (Kojola et al., 2004). Lorsque les loups établissent un territoire dans une zone où ils ont été absents pendant une longue période, les habitants de la région utilisent des enclos défensifs pour les chiens ou rentrent leurs chiens à l'intérieur avant la nuit, **ce qui est la routine dans les régions où les loups ont été constamment présents** (Bisi et al., 2007). Une façon d'atténuer ce conflit est d'informer publiquement et en face à face les populations locales de la présence des loups et des moyens de protéger leurs chiens des attaques de ces derniers.