



Les solutions scientifiques pour favoriser la connectivité des populations de loups sont limitées par les données disponibles

Published by Associazione Teriologica Italiana Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy	Volume 33 (1): 5–16, 2022	 OPEN ACCESS
Available online at: http://www.italian-journal-of-mammalogy.it	doi:10.4404/hystrix-00487-2021	
Research Article		
Science-based solutions to foster connectivity of wolf populations are limited by available data		
Sofia LINO ^{1,2,*} , João CARVALHO ² , Eduardo FERREIRA ² , Carlos FONSECA ^{2,3} , Luís Miguel ROSALINO ^{1,2}		
¹ cE3c - Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, 1749-016, Lisboa, Portugal		
² CESAM - Centre for Environmental and Marine Studies, Department of Biology, University of Aveiro, Campus Universitário de Santiago, 3810-193, Aveiro, Portugal		
³ ForestWISE - Collaborative Laboratory for Integrated Forest & Fire Management, Quinta de Prados, 5001-801, Vila Real, Portugal		

Résumé

Les populations Européennes de loups sont actuellement exposées à des sources distinctes de perturbations anthropiques et de mortalité qui peuvent entraîner des limitations de la dispersion et conduire à l'isolement. L'identification des facteurs qui agissent comme des barrières complètes ou partielles aux déplacements, à la dispersion ou au flux génétique contribue à favoriser la connectivité entre les populations. Nous avons passé en revue la littérature existante (N = 32) sur les barrières des populations de loups, afin 1) d'identifier les principales barrières à la connectivité ; 2) de décrire les différentes méthodologies ; et 3) de souligner les lacunes dans les connaissances. Sur la base des études examinées qui ont testé empiriquement la présence de barrières (N = 14), nous avons compilé des données sur la structure de la population de loups, les perturbations anthropiques, la couverture du sol, les facteurs écologiques, les caractéristiques géographiques et la disponibilité des proies, et nous les avons testées en tant que **prédicteurs** pour expliquer la présence de barrières à l'échelle continentale. Nous rapportons peu d'études traitant directement de ce sujet pour l'une des espèces les plus emblématiques et les plus étudiées, qui habite l'un des paysages terrestres les plus modifiés au monde. Bien que notre analyse suggère que les caractéristiques anthropogéniques sont les principaux moteurs de la présence de barrières, nous soulignons que l'absence de données standardisées limite notre compréhension de ce sujet. Des programmes de surveillance intensive à long terme, des recherches explicites basées sur des hypothèses et utilisant des méthodologies empiriques, et l'intégration d'informations dans des bases de données pour une science collaborative sont nécessaires pour augmenter la pertinence de la conservation et de la gestion des futurs résultats scientifiques sur ce sujet.

INTRODUCTION

Le loup gris (*Canis lupus* L. 1758) était historiquement répandu dans toute la zone holarctique, habitant une grande variété de biomes et d'habitats, de la toundra et des forêts boréales, aux steppes ouvertes et sèches, aux forêts médianes et aux déserts (Wolf et Ripple, 2017 ; Olson et Dinerstein, 1998). Cependant, principalement en raison de la persécution directe par les humains, de la destruction de l'habitat et de la diminution de ses proies naturelles, les loups ont disparu de nombreuses régions Européennes au cours des deux derniers siècles. Alors qu'il a été complètement éradiqué de Scandinavie et d'Europe centrale, des populations

fragmentées sont restées dans les péninsules Ibérique et Italienne et dans les pays de l'Est (Torres et Fonseca, 2016). Les récents efforts de conservation, tels que la protection légale, la reconstitution des populations d'herbivores sauvages et les changements socio-économiques qui ont conduit à une amélioration de la qualité de l'habitat, ont permis à l'espèce de se rétablir, et les loups sont progressivement revenus en Scandinavie, dans les Alpes et en Europe centrale (ex, Luxembourg, Pays-Bas, Allemagne, Pologne occidentale) suite à la recolonisation par des individus immigrant des populations Italiennes et Orientales (Schley et al., 2021 ; Lelieveld et al., 2016 ; Boitani et Linnell, 2015 ; Chapron et al., 2014 ; Fabbri et al., 2014). Ce rétablissement a amené les loups dans des régions d'où ils avaient auparavant disparu et qui sont désormais fortement transformées par l'homme (Chapron et al., 2014). Les loups sont actuellement exposés à des densités humaines modérées (Linnell et al., 2001), ainsi qu'à de multiples sources de perturbations anthropiques et de mortalité (c'est-à-dire la déforestation, l'urbanisation, les infrastructures linéaires) (Llaneza et al., 2012 ; Gula et al., 2009), ce qui peut entraîner une fragmentation de l'habitat et limiter la dispersion (Caplant et al., 2016). **Il convient de noter que les barrières peuvent être complètes (c'est-à-dire imperméables) ou partielles (c'est-à-dire permettre encore une certaine connectivité).** En outre, ce qui constitue une barrière et le fait qu'elle réduise ou non la connectivité diffèrent selon les espèces (McRae et al., 2012). Ainsi, les mécanismes spécifiques qui peuvent conduire à des discontinuités de population doivent être évalués à l'échelle de l'espèce pour garantir des mesures de conservation et de gestion adéquates et efficaces.

Pour les loups Européens, les facteurs liés à l'homme sont considérés comme une menace principale pour la survie de la population (Hindrikson et al., 2017). La chasse au loup et le braconnage, en particulier, peuvent **entraver** l'installation des loups et **retarder** ou **limiter** la croissance de la population (Quevedo et al., 2019 ; Liberg et al., 2012). Le braconnage est souvent le résultat d'un conflit avec l'homme dû à la déprédation d'animaux vivants (Hindrikson et al., 2017), qui est l'un des principaux processus contraignant la reconstitution des populations de loups dans de nombreux paysages Européens (König et al., 2020). Les facteurs liés à l'homme comprennent également la construction ou la modification d'éléments physiques et paysagers, tels que les infrastructures linéaires, les zones urbaines et les terres agricoles et agroforestières. Les infrastructures linéaires, telles que les routes, sont un exemple clair de barrière physique qui fragmente les paysages et peut restreindre les mouvements de dispersion de plusieurs espèces (Holderegger et Di Giulio, 2010 ; Forman et Alexander, 1998), conditionnant l'accessibilité des ressources, et étant une cause directe de mortalité due aux collisions avec les véhicules (Coffin, 2007 ; Jaeger et al., 2005). La mortalité due au trafic et l'inaccessibilité des ressources contribuent à la division des populations en populations plus petites et plus isolées, moins susceptibles d'accueillir des immigrants d'autres régions, et qui peuvent donc souffrir d'isolement génétique et de consanguinité (Holderegger et Di Giulio, 2010 ; Jaeger et al., 2005). Cela est particulièrement vrai pour les espèces ayant de vastes aires de déplacement, de faibles taux de reproduction et de faibles densités naturelles, comme les grands carnivores (Fahrig et Rytwinski, 2009). Ce processus d'isolement a déjà été documenté pour les loups Européens (Silva et al., 2018 ; Seddon et al., 2006).

Certaines structures, telles que les ponts verts et les passages souterrains, peuvent contribuer à atténuer les impacts négatifs des routes (Plaschke et al., 2021). Bien qu'elle soit généralement considérée comme un obstacle physique aux déplacements (Ronce, 2007), une barrière peut également émerger de processus écologiques ou comportementaux. Par

exemple, il a été suggéré que des densités élevées de congénères ou d'une espèce concurrente (c'est-à-dire l'ours) augmentent respectivement la territorialité et la compétition interspécifique, affectant ainsi la sélection du territoire et la distribution spatiale, et, par conséquent, l'expansion des populations de loups en Fennoscandie (Ordiz et al., 2015 ; Aspi et al., 2009). D'autres processus écologiques, tels que la spécialisation des habitats et des proies, peuvent influencer l'organisation spatiale des populations de loups, en limitant le flux génétique entre les populations et en conduisant à un isolement par l'environnement (Wang et Bradburd, 2014). Cette spécialisation peut faire référence à une sélection différentielle des ressources par les individus et/ou les populations, comme la dispersion basée sur la natalité et l'habitat (revue par Davis et Stamps, 2004), ou la spécialisation dans la consommation d'une proie préférée en fonction du succès de la chasse (Mech et Peterson, 2003). La spécialisation des proies, plutôt que la distance géographique ou les barrières topographiques, était responsable de la différenciation génétique et phénotypique entre des populations de loups voisines (Pilot et al., 2012 ; Musiani et al., 2007 ; Pilot et al., 2006). Comme la disponibilité des proies dépend du type d'habitat, la dispersion des loups peut être biaisée par l'habitat (Geffen et al., 2004). Les jeunes individus apprennent à s'attaquer aux animaux qui partagent leur habitat, ce qui peut entraîner une volonté de choisir des proies et des habitats qui leur sont familiers (Pilot et al., 2006) afin d'augmenter leurs chances de survie lorsqu'ils quittent la meute (Gese et Mech, 1991). De plus, les nouvelles meutes établissent généralement leur territoire à proximité du territoire parental (Fuller et al., 2003), ce qui favorise la sélection d'habitats similaires par les loups apparentés dans le cadre d'une dispersion basée sur l'habitat natal (Muñoz-Fuentes et al., 2009). De tels comportements ont été décrits pour les loups (Schweizer et al., 2016 ; Jędrzejewski et al., 2012 ; Pilot et al., 2012 ; Muñoz-Fuentes et al., 2009 ; Carmichael et al., 2007 ; Musiani et al., 2007 ; Pilot et al., 2006 ; Carmichael et al., 2001) et d'autres carnivores généralistes (par exemple, le cougar (Knopff et al., 2010), le coyote (Sacks et al., 2008, 2004)).

En conclusion, les barrières ne sont pas toujours des obstacles physiques, mais plutôt des caractéristiques dynamiques qui peuvent être affectées par des facteurs écologiques intrinsèques et des changements environnementaux et anthropiques (Caplat et al., 2016). Cette définition plus large des barrières aux déplacements et à la connectivité de la faune semble imiter plus fidèlement les processus agissant dans les paysages naturels. Plusieurs études suggèrent que des facteurs géographiques, environnementaux, anthropiques et écologiques, ou une combinaison de ceux-ci, peuvent agir comme des barrières et être responsables de la diminution du flux génétique et de l'augmentation de la structuration génétique des populations de loups Européens (Szewczyk et al., 2019 ; Djan et al., 2014 ; Czarnomska et al., 2013 ; Hindrikson et al., 2013 ; Huck et al., 2011 ; Aspi et al., 2009 ; Kojola et al., 2009). La réduction du flux génétique peut conduire à des populations petites et isolées qui sont menacées par la consanguinité et la perte de variation génétique, diminuant la capacité des individus à répondre aux changements environnementaux (Fuller et al., 2003) et conduisant à une réduction de la fécondité, de la *fitness* globale et, finalement, de la survie (Frankham, 2005). Pour les petites populations isolées, les immigrants sont d'une importance capitale pour assurer la durabilité génétique (Seddon et al., 2006).

L'objectif de notre étude est de passer en revue la littérature existante afin d'identifier les principaux facteurs de barrières à la connectivité des loups en Europe. Nous avons défini le terme « facteur de barrière » comme tout facteur lié à la résistance au mouvement, ou

responsable d'une dispersion limitée ou d'une diminution du flux génétique, déduit de la littérature publiée. Nous cherchons également à décrire les différentes méthodologies utilisées, ainsi qu'à mettre en évidence les lacunes potentielles en matière de connaissances. En l'absence d'une évaluation systématique paneuropéenne des facteurs de restriction des déplacements et du flux génétique des loups, les plans de conservation à l'échelle continentale peuvent être contraints ou limités en termes d'efficacité. **Nous étudions donc les facteurs qui peuvent favoriser l'existence de barrières aux mouvements des loups à l'échelle Européenne en utilisant des études qui ont testé empiriquement l'impact des barrières putatives.** Pour cette analyse, nous avons proposé un cadre de travail basé sur des hypothèses (Tab. 1) pour expliquer l'apparition de barrières, liées à différents processus mécanistes biotiques et abiotiques : **1)** les facteurs écologiques et les caractéristiques géographiques ; **2)** l'occupation du sol ; **3)** la disponibilité des proies ; **4)** la structure de la population de loups ; **5)** les perturbations anthropiques ; et **6)** une combinaison de tous ces processus. A notre connaissance, il s'agit de la première étude à proposer une investigation des facteurs pouvant contribuer aux barrières au niveau continental (mais voir Geffen et al., 2004). La plupart des études se concentrent sur l'identification des barrières dans une population spécifique, rapportant ses effets à l'échelle locale. Notre approche est nouvelle car nous avons compilé les données publiées par différentes populations à l'échelle continentale et pris en compte des facteurs souvent non inclus à ce niveau en raison de leur accessibilité difficile (par exemple, la disponibilité des proies, mais voir Pilot et al., 2012), ce qui limite une analyse plus approfondie et plus large des barrières. Il s'agit d'une **approche holistique** des limitations de connectivité d'une grande population de carnivores qui est actuellement en expansion et recolonise d'anciens territoires. Dans ce contexte, l'identification des barrières et de leurs principaux moteurs permettra aux défenseurs de l'environnement et aux décideurs politiques d'élaborer des stratégies visant à atténuer leur impact, à assurer la connectivité entre les populations et à anticiper les interactions négatives entre l'homme et les carnivores (c'est-à-dire la persécution, l'abattage) qui pourraient mettre en péril le rétablissement des populations de loups. En outre, l'identification des limites méthodologiques et des lacunes dans les connaissances permet de prendre des décisions plus éclairées pour les recherches futures.

Tableau 1 - Hypothèses, justifications et prédictions sur les variables utilisées pour tester l'effet de barrière

Hypothèses	Justification	Prédiction	Variabiles	Code des variables
H1 Écologique et géographiques	Malgré la grande mobilité et la capacité de dispersion des loups, les caractéristiques du paysage telles que les grands plans d'eau, les rivières, les montagnes et la fragmentation des forêts peuvent agir comme des obstacles au flux génétique en diminuant la connectivité entre les populations (Czarnomska et al., 2013 ; Hindrikson et al., 2013 ; Jędrzejewski et al., 2004). En outre, des processus écologiques tels que la territorialité (compétition inter-, et intraspécifique) peuvent également fortement contraindre la connectivité fonctionnelle (Rio-Maior et al., 2019 ; Ordiz et al., 2015).	Nous nous attendons à ce que les couvertures terrestres associées à une plus grande perturbation/des conditions moins refuges et liées au pâturage du bétail (c'est-à-dire les terres agricoles, les paysages en mosaïque) soient associées à un plus grand effet de barrière.	Présence/absence de caractéristiques géographiques (par exemple, rivières, montagnes, grandes étendues d'eau) et de facteurs écologiques (par exemple, forêts fragmentées, concurrence inter- et intraspécifique).	Geo Eco
H2 Couverture du sol	Les zones ouvertes et agricoles favorisent les lacunes de connectivité fonctionnelle, car : 1) elles augmentent le risque d'exposition des loups aux humains en raison de la plus grande visibilité ; 2) l'utilisation des pâturages pour la chasse sur des proies domestiques (où elles sont souvent plus abondantes et exposées à la prédation) augmente les conflits homme-faune ; ces deux processus peuvent conduire à une barrière fonctionnelle (Huck et al., 2010 ; Karlsson et al., 2007).	Nous nous attendons à ce que la présence/occurrence de caractéristiques écologiques et géographiques soit associée à un effet barrière plus important.	Couverture terrestre (5 classes catégorielles) : Forêts de conifères, forêts de feuillus, terres agricoles, zones en mosaïque, zones en mosaïque dans les paysages alpins.	LandCover

H3 Disponibilité des proies	<p>Une plus faible abondance de proies sauvages contraint la connectivité fonctionnelle des loups. Elle peut également conduire à une augmentation de la prédation sur le bétail (Meriggi et al., 2011 ; Álvares et Primavera, 2004 ; Sidorovich et al., 2003), augmentant ainsi le risque de conflits entre l'homme et la faune sauvage. Des densités de bétail plus élevées sont également associées à des risques liés à l'homme (Rio-Maior et al., 2019 ; Pimenta et al., 2018). Ainsi, une faible abondance de proies sauvages et une forte abondance de proies domestiques peuvent constituer des obstacles à la survie des loups et à la connectivité des populations.</p>	<p>Nous pensons que les loups habitant des zones où la disponibilité des proies sauvages (richesse et densité) est faible et où la densité des proies domestiques est élevée sont exposés à un risque plus élevé de conflit entre l'homme et la faune sauvage et sont donc soumis à un effet barrière plus important. De même, nous nous attendons à ce que les loups qui se nourrissent principalement de proies domestiques soient soumis à un effet barrière plus important.</p>	<p>Richesse des espèces de proies sauvages (# d'espèces). Densité des proies sauvages (# d'individus/km²). Densité des proies domestiques (# d'individus/km²). Type de proie principale (4 classes catégorielles) : grands ongulés sauvages, ongulés sauvages de taille moyenne, animaux domestiques, charognes.</p>	<p>PreySp_Richness WildPrey_density DomPrey_density MainPrey</p>
H4 Structure des populations de loups	<p>Une relation non linéaire entre la densité de la population de loups et le taux de dispersion a été récemment décrite (Morales-González et al., 2021). La dispersion s'est avérée être la plus importante à la fois à des densités de loups faibles et élevées, et la plus faible à des densités moyennes. Contrairement à ce que l'on pensait auparavant, des densités de loups plus faibles semblent également entraîner de plus grandes distances parcourues (Wabakken et al., 2007), ainsi qu'un plus grand succès dans l'appariement, l'établissement du territoire et la mise au terrier (Morales-González et al., 2021). La distance et le succès de la dispersion semblent également dépendre de plusieurs facteurs externes (par exemple, la mortalité due à l'homme ou la densité de la meute environnante) (Morales-González et al., 2021 ; Jimenez et al., 2017).</p>	<p>Au vu des résultats les plus récents, nous ne sommes pas en mesure de définir une prédiction claire sur l'influence de la taille de la population sur le succès de la dispersion, car de nombreux facteurs entrent en jeu. Néanmoins, nous maintenons notre hypothèse selon laquelle la taille de la population a une influence sur la dispersion et le succès de la reproduction des loups, agissant comme une barrière à la connectivité de la population, et nous rechercherons donc un modèle de réponse. Nous incluons différentes populations de loups dans cette analyse afin de rechercher des modèles entre elles.</p>	<p>Populations de loups (7 classes catégorielles) : Baltique, Carpates, Dinarique-Balkanique, Finnois-Carélien, Ibérique, Italien et Scandinave. Taille de la population de loups (# d'individus).</p>	<p>Wolf_pop Pop_size</p>
H5 Perturbations anthropiques	<p>Les infrastructures linéaires fragmentent les paysages, impactent l'accessibilité aux ressources et sont une cause directe de mortalité pour les loups. De même, l'évitement des caractéristiques paysagères liées à l'homme (par exemple, les établissements humains, les terres agricoles ouvertes, les parcs éoliens) contraint fortement la connectivité fonctionnelle pour les meutes de loups (Rio-Maior et al., 2019). De plus, la chasse au loup est un moteur majeur de la dynamique des populations de loups en Europe et peut avoir des conséquences négatives sur la stabilité de la meute en cas de perte de reproducteurs (Milleret et al., 2017 ; Brainerd et al., 2008), étant critique dans les zones qui sont la seule source d'immigrants pour les autres populations (Kojola et al., 2009).</p>	<p>Nous nous attendons à ce que les zones de fortes perturbations anthropiques soient associées à un effet barrière plus important.</p>	<p>Densité humaine moyenne (nombre de personnes/km²). Densité routière moyenne (km/km²). Présence/absence de structures anthropiques (routes principales, autoroutes, voies ferrées, parcs éoliens, barrages). Les paysages anthropiques (c'est-à-dire les zones agricoles, sylvicoles et forestières, les établissements et les zones urbaines) et la chasse au loup.</p>	<p>Human_density Road_density Antr_Stru Antr_Land Hunt</p>
H6 Combinaison de facteurs	<p>L'accumulation d'obstacles peut avoir des effets synergiques, provoquant un effet barrière supérieur à la somme des obstacles individuels (Blanco et al., 2005).</p>	<p>L'effet barrière est déterminé par une combinaison de variables testées séparément dans les hypothèses 1 à 5.</p>	<p>Toutes les variables susmentionnées.</p>	<p>Geo Eco LandCover PreySp_Richness WildPrey_density DomPrey_density MainPrey Wolf_pop Pop_size Human_density Road_density Antr_Stru Antr_Land Hunt</p>

MATERIEL ET METHODES

Recherche documentaire

Nous avons examiné les articles publiés qui identifient les obstacles à la **connectivité** des loups en Europe. Nous avons utilisé le logiciel Publish or Perish (Harzing, 2007) pour effectuer des recherches dans les bases de données Web of Science, Scopus et Google Scholar, en utilisant des combinaisons de termes de recherche liés aux loups et aux **obstacles** sur le continent Européen. Notre recherche structurée comprenait les termes « wolf* » OU « *Canis lupus* » ET « barrières » ET « dispersion » OU « connectivité » OU « structure génétique » OU « barrières de flux de gènes » OU « génétique du paysage » OU « structure de la population » OU « structure génétique » ET « Europe », et a donné 1235 études. Après avoir exclu les entrées dupliquées, nous avons rejeté les entrées inadéquates (c'est-à-dire les articles mal ciblés, non évalués par des pairs, les articles non rédigés en anglais, les rapports, les thèses et les revues). Au total, 137 études ont été jugées appropriées, mais ce nombre a diminué après le tri des titres et des résumés. Nous avons complété notre recherche documentaire en examinant les listes de références des études sélectionnées. Après avoir vérifié l'éligibilité des textes complets, nous avons obtenu un total de 32 études (Supplementary Material, Figure S5). En raison de la diversité des méthodologies appliquées dans ces études, nous avons suivi une approche similaire à celle de Zeller et al. (2012), conçue à l'origine pour examiner la paramétrisation des surfaces de résistance au mouvement, afin de décrire les articles examinés en fonction de **1**) leurs données biologiques d'entrée (données de détection de l'animal, données déplacement ou données génétiques) et **2**) la méthodologie utilisée pour dériver les barrières (méthodes basées sur l'opinion d'experts ou méthodes empiriques). Nous résumons ensuite les principaux moteurs des obstacles identifiés par les méthodes empiriques.

Données biologiques d'entrée

Données de détection

Les données de détection sont définies par la localisation en un seul point d'individus inconnus (Zeller et al., 2012). Ces données peuvent être obtenues à l'aide de plusieurs approches, telles que : le piégeage par caméra (Kusak et al., 2009), les séances de hurlements (Kusak et al., 2005), les enquêtes sur les signes de piste (Louvrier et al., 2018), ou les données de recensement qui comprennent un éventail de méthodes différentes et complémentaires (Grilo et al., 2019 ; Huck et al., 2011 ; Rodríguez-Freire et Crecente-Maseda, 2007 ; Jędrzejewski et al., 2004). Ces informations biologiques peuvent être utilisées dans le cadre d'études sur l'écologie de l'habitat (par exemple, modèles d'adéquation de l'habitat, fonctions de sélection des ressources, entropie maximale, analyse des facteurs de niche environnementale) qui peuvent ensuite être appliquées aux analyses des surfaces de résistance, et pour identifier les discontinuités de population ou les paysages très imperméables aux mouvements.

Données sur les mouvements

Nous avons divisé les données de mouvement en deux types : les données de relocalisation et les données de parcours (Zeller et al., 2012). Les deux types de données de mouvement consistent en deux ou plusieurs localisations séquentielles d'un individu, la différence résidant dans l'intervalle de temps entre chaque collecte de données. Si l'intervalle est suffisamment court pour que le mouvement soit traité comme une séquence, il est considéré comme un

parcours, sinon il s'agit d'une relocalisation (Zeller et al., 2012). Kusak et al. (2009) ont fait valoir que des intervalles de 6 heures entre les fixations GPS peuvent être trop larges pour des animaux se déplaçant rapidement, comme les loups. Merrill et Mech (2003) ont également constaté que certains pics d'activité des loups peuvent ne pas être détectés par télémétrie GPS si l'intervalle est supérieur à 3 heures. Ainsi, pour les études détectées utilisant des données de déplacement, nous avons considéré celles utilisant des intervalles de plus de 3 heures entre les localisations comme des données de relocalisation, et celles de moins de 3 heures comme des voies d'accès.

Données génétiques

Les données génétiques sont constituées d'échantillons génétiques collectés à plusieurs endroits (Zeller et al., 2012). Elles peuvent être utilisées pour estimer la structure génétique d'une population et mesurer la distance génétique (ou parenté) entre les individus ou les populations, permettant ainsi d'estimer le taux de flux génétique et le comportement de dispersion (Jones et Wang, 2012). Selon Zeller et al. (2012), l'un des inconvénients de l'utilisation des données génétiques pour déduire les barrières à la connectivité par le biais des estimations du flux génétique est que la résistance aux déplacements des individus n'est pas mesurée directement. Un autre inconvénient est qu'il peut y avoir un délai avant qu'une nouvelle signature de barrière soit détectable et un autre après sa suppression (Landguth et al., 2010). Néanmoins, pour les populations d'espèces très mobiles, comme les loups, le signal d'une barrière est perdu en 15 générations (Landguth et al., 2010). Un avantage évident de ce type de données est que, contrairement aux données sur les déplacements, elles reflètent non seulement les déplacements réussis (c'est-à-dire ceux qui aboutissent à une reproduction réussie) des individus qui s'accouplent au fil du temps, mais aussi la présence d'individus qui se dispersent à partir d'une population génétiquement différente (par exemple, les migrants de première génération), ce qui est utile pour déduire les barrières à la connectivité.

Approches méthodologiques

Nous avons considéré deux grands types de méthodes représentatives de notre ensemble de données : les avis d'experts et les méthodes empiriques.

Avis d'experts

Tout au long de notre revue systématique, nous avons trouvé un modèle récurrent qui nous a conduit à créer une catégorie pour les cas où l'opinion d'experts a été appliquée pour identifier les barrières. Lorsque la présence ou l'impact d'un obstacle n'était pas directement dérivé de données biologiques et/ou d'approches empiriques, mais déduit par les auteurs à partir de la littérature ou de leur connaissance des systèmes écologiques concernés, nous avons considéré qu'il s'agissait d'opinions d'experts. Certaines études se sont entièrement basées sur l'avis d'experts, tandis que d'autres ont eu recours à une combinaison d'avis d'experts et de méthodes empiriques. Par exemple, par le biais d'une analyse de la variance moléculaire et de méthodes de regroupement bayésiennes, Aspi et al. (2009) ont constaté une différenciation génétique et de faibles niveaux de flux génétique entre les loups Russes et Finlandais et ont émis l'hypothèse que les obstacles physiques, la chasse au loup et le comportement territorial pouvaient en être la cause.

Méthodes empiriques

Zeller et al. (2012) ont divisé les méthodes empiriques en deux catégories (une étape et deux étapes) mais ont considéré qu'il s'agissait d'une question de degré et non d'un caractère dichotomique. Pour faciliter la comparaison avec les avis d'experts, nous avons regroupé les méthodes empiriques dans une seule catégorie. Lorsqu'on utilise des méthodes empiriques, l'identification des barrières est basée sur une inférence empirique de l'occurrence ou de l'impact de la barrière. Différentes méthodes empiriques peuvent utiliser différents types de données biologiques et être appliquées à des types d'analyses distincts. La présence d'une barrière, son impact ou sa perméabilité peuvent être évalués dans le cadre d'études sur l'écologie des mouvements en calculant les fréquences de franchissement ou les dispersions réussies (c'est-à-dire la fixation, l'appariement ou la mise bas ; Gese et Mech, 1991) à travers une barrière potentielle. Dans une approche plus analytique, il existe principalement deux méthodes distinctes pour comprendre la connectivité à travers un paysage : une méthode issue de l'écologie du paysage qui utilise principalement des modèles statistiques (par exemple, des modèles de sélection de l'habitat, des fonctions de sélection des ressources, des modèles d'entropie maximale) et une méthode issue de la génétique des populations (c'est-à-dire la génétique du paysage ; Shafer et al., 2012). Les modèles d'habitat, les indices de sélection des ressources et l'analyse des facteurs de niche environnementale peuvent être inversés pour dériver des valeurs de coût pour les caractéristiques du paysage, afin de réaliser des surfaces de résistance et des analyses du chemin le moins coûteux (LCP) ; Wang et al., 2008). La dérivation des valeurs de coût est une étape critique pour l'estimation de la résistance du paysage et, selon Beier et al. (2008), elle devrait de préférence être basée sur les données de déplacements, les distances génétiques ou les taux de déplacements entre les parcelles ; si ces données ne sont pas disponibles, des données de second ordre peuvent être utilisées, comme les données d'occurrence, la densité ou la condition physique. Lorsqu'ils sont déduits des emplacements réels et utilisés pour dériver des surfaces de résistance, les modèles d'habitat montrent une interprétation biologique significative et peuvent être de bons prédicteurs du flux génétique (Shafer et al., 2012). Les données empiriques constituent une meilleure base que l'examen de la littérature ou l'avis d'experts (Beier et al., 2008), mais en raison de la disponibilité limitée des données sur les déplacements des animaux, la plupart des études s'appuient sur ces dernières (Milanesi et al., 2017*b*). En l'absence de données sur les déplacements, les chemins de déplacements (reliant des individus ou des populations) peuvent être identifiés grâce aux **surfaces de résistance** (Milanesi et al., 2017*b* ; Huck et al., 2011). La comparaison des LCP et des parcelles d'habitat approprié donne un aperçu des caractéristiques de l'habitat qui pourraient entraver ou permettre la dispersion (Huck et al., 2011), et les distances le long des LCP peuvent être liées aux distances génétiques des individus ou des populations (Milanesi et al., 2017*b*). Dans une approche de génétique du paysage, les chercheurs recherchent des corrélations entre les distances génétiques et les caractéristiques du paysage ou de l'environnement pour trouver des discontinuités et comprendre comment les caractéristiques du paysage influencent le mouvement des gènes entre les individus ou les populations (Landguth et al., 2010 ; Manel et al., 2003). Étant donné que l'emplacement spatial des individus ou des populations et une **surface de résistance** pour la zone d'étude sont connus, il est possible de visualiser la **connectivité** du paysage et d'identifier les barrières possibles (Rodríguez-Freire et Crecente-Maseda, 2007). En conclusion, il existe une grande variété d'approches méthodologiques qui peuvent être appliquées pour identifier les barrières, qui peuvent être aussi simples que le calcul des fréquences de franchissement des barrières ou aussi avancées que la génétique du paysage.

Les moteurs des obstacles aux déplacements des loups

Collecte des données

Dans cette analyse, nous avons utilisé uniquement les données des études qui ont testé empiriquement la présence de barrières (N = 14, 44% du total des études ; voir résultats). Nous avons utilisé les données compilées et résumées dans le Tab. 2 (facteurs identifiés comme facteurs d'obstacles) comme informations de base pour notre analyse. Nous avons classé chaque étude comme « Oui » (Y) ou « Non » (N), selon qu'elle avait trouvé un facteur particulier responsable de la création d'obstacles à la connectivité. Il s'agit de notre variable de réponse « *Barrier_effect* » (binaire, O/N). Ensuite, nous avons compilé des informations sur chaque facteur identifié dans les études examinées et sur d'autres facteurs connus pour influencer la présence et la distribution des loups (par exemple, la couverture terrestre, la disponibilité des proies, la densité des routes ; Roder et al., 2020 ; Llana et al., 2012 ; Eggermann et al., 2011 ; Huck et al., 2010). **Au total, nous avons sélectionné 14 prédicteurs pour évaluer leur rôle en tant que facteurs de barrières.** Ces prédicteurs ont été regroupés en cinq hypothèses formulées pour évaluer quels processus sous-jacents entraînant des discontinuités de population étaient les mieux étayés par les données collectées (Tab. 1). Ainsi, nous avons émis l'hypothèse que les barrières étaient principalement liées à : **H1** - Présence/absence de caractéristiques géographiques (rivières, montagnes, grands plans d'eau) et de facteurs écologiques (forêts fragmentées, territorialité) ; **H2** - Couverture terrestre prédominante ; **H3** - Disponibilité des proies (principal type de proie, richesse des espèces de proies sauvages, densité des proies sauvages et densité des proies domestiques) ; **H4** - Structure de la population de loups (groupe de population et taille de la population) ; et **H5** - Perturbations anthropiques [densité humaine moyenne, densité routière moyenne, présence/absence de structures anthropiques (ex, routes principales, autoroutes), de paysages anthropiques (zones agricoles et forestières, établissements humains et zones urbaines), et de chasse au loup] (Matériel supplémentaire, Tab. S3). Lorsque des informations étaient manquantes dans l'étude originale (par exemple, le manque d'informations sur la disponibilité des proies), nous les avons récupérées dans d'autres comptes rendus publiés pour compléter notre ensemble de données (voir Matériel supplémentaire, Tab. S4). La couverture terrestre a été classée en cinq catégories (Agence Européenne pour l'environnement, 2006) : forêts de conifères (CONIF), forêts de feuillus (BROAD), terres agricoles (AGRIC), zones en mosaïque (MOSAIC) et zones en mosaïque dans les paysages alpins (MOSALP). Le type de proie principal a été sélectionné en fonction de sa contribution au régime alimentaire des loups en Europe (Newsome et al. 2016) et classé en quatre classes, à savoir les grands ongulés sauvages (LWU ; 240-460 kg), les ongulés sauvages de taille moyenne (MWU ; 20-130 kg), les ongulés domestiques et la charogne (Matériel supplémentaire, Tab. S3). Nous n'avons pas pris en compte les mammifères de taille moyenne (par exemple, le castor, le blaireau), les petits mammifères, les rongeurs ou les oiseaux car il a été constaté qu'ils contribuaient de manière minimale au régime alimentaire des loups en Europe (Newsome et al., 2016). Pour tester les différences entre les métapopulations, nous avons catégorisé les populations de loups en sept groupes, correspondant au sujet de chaque étude : Baltique, Carpates, Dinarique-Balkanique, Finnois-Karélien, Ibérique, Italien et Scandinave (Chapron et al., 2014). Toutes les variables étaient numériques, à l'exception des populations de loups, de la couverture terrestre prédominante et du principal type de proie, qui étaient nominales. Les caractéristiques géographiques (*Geo*), les facteurs écologiques (*Eco*), les structures anthropiques (*Antr_Stru*), les paysages anthropiques (*Antr_Land*) et la chasse au loup

(Hunt) étaient binaires, le code 0 correspondant à l'absence et le code 1 à la présence de ces caractéristiques.

Tableau 2 - Facteurs identifiés par des méthodes empiriques comme facteurs d'obstacles à la dispersion et à la connectivité des loups en Europe, nombre d'études dans lesquelles ils ont été testés et nombre d'études (avec %) dans lesquelles ils ont été identifiés comme obstacles. Infrastructures linéaires (c'est-à-dire routes pavées, autoroutes, barrages), présence humaine et perturbations (c'est-à-dire établissements et zones urbaines, terres cultivées, zones avec présence de bétail, parcs éoliens), caractéristiques géographiques (c'est-à-dire rivières, montagnes, grands plans d'eau), chasse au loup (c'est-à-dire chasse légale et braconnage) et processus écologiques (c'est-à-dire fragmentation des forêts, territorialité)

Factors	# studies tested	# studies identified as barrier
Linear infrastructures	9	3 (33 %)
Human presence and disturbance	7	4 (57 %)
Geographical features	7	4 (57 %)
Wolf hunting	3	3 (100 %)
Ecological processes	2	1 (50 %)

Tableau 3 - Données biologiques d'entrée et approches méthodologiques utilisées dans les 32 études examinées. La somme du nombre d'études est supérieure à 32 car plus d'un type de données d'entrée a été utilisé dans certaines études

Input biological data	Methodological approach	# studies
Detection	Expert opinion	7
	Empirical approach	2
Movement	Expert opinion	3
	Empirical approach	10
Genetic	Expert opinion	10
	Empirical approach	4

Analyse des données

Avant de procéder à l'ajustement du modèle, nous avons standardisé les variables continues afin de faciliter la comparaison de la taille des effets (Zuur et al., 2007) et vérifié la colinéarité des prédicteurs à l'aide des facteurs d'inflation de la variance (VIF ; Zuur et al., 2007), en répétant cette étape pour chaque modèle individuel. Nous avons supposé qu'il n'y avait pas de multicolinéarité entre les variables explicatives lorsque tous les prédicteurs présentaient des valeurs VIF inférieures à 5 (Zuur et al., 2007). En raison de la petite taille de notre échantillon, nous avons constaté des problèmes de séparation (c'est-à-dire qu'une ou plusieurs variables explicatives prédisent parfaitement le résultat ; Zorn, 2005). Pour résoudre ce problème, nous avons testé l'existence d'une séparation complète ou quasi-complète dans notre ensemble de données afin de trouver les paramètres responsables des estimations de maximum de vraisemblance infinies, en utilisant le paquet `brglm2` (Kosmidis, 2018) et la méthode « detect separation » pour la fonction `glm` dans R (Konis, 2007). Nous avons ensuite appliqué la méthode `brglmFit` du même paquet pour ajuster le modèle via la réduction du biais moyen, en utilisant un algorithme de notation quasi-Fisher. Nous avons ajusté une régression logistique (Zuur et al., 2007) pour modéliser l'influence de nos variables explicatives dans la prédiction d'un effet barrière, en utilisant la variable réponse N (aucun effet) comme niveau de référence. Nous avons utilisé la sélection à rebours (Zuur et al., 2007) pour sélectionner la combinaison de variables la plus parcimonieuse dans chaque hypothèse. Les variables incluses dans les cinq modèles dont les coefficients de l'IC 90% n'incluaient pas le zéro, ont été utilisées pour tester une sixième hypothèse, qui assume une combinaison de facteurs liés à des mécanismes distincts dans la prédilection de l'effet barrière (Tab. 1). La

capacité du modèle à représenter la variabilité des données a été évaluée par le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petites tailles d'échantillon (AICc ; Burnham et Anderson, 2002), et les modèles avec $\Delta AICc < 2$ ont été identifiés comme les meilleurs modèles globaux (Burnham et Anderson, 2002). Nous avons évalué la performance prédictive du modèle le plus soutenu à l'aide de l'aire sous la courbe (AUC), estimée à partir de la courbe ROC (receiver operating characteristic) (Hanley et McNeil, 1982). Les valeurs AUC comprises entre 0,7 et 0,9 indiquent que le modèle peut prédire avec précision la présence de barrières (Hanley et McNeil, 1982). L'analyse a été effectuée dans R version 4.0.0 (R Development Core Team, 2020) en utilisant la fonction `glm` du paquet `nnet` pour l'ajustement du modèle (Venables et Ripley, 2002) et la fonction `roc` du paquet `pROC` (Robin et al., 2011).

RESULTATS

Revue systématique

Nous avons identifié 32 études, publiées entre 2003 et 2019, qui répondaient à nos critères de recherche. Bien que nous ayons réussi à identifier des études ciblant toutes les populations Européennes de loups, les connaissances sont rares et la littérature est biaisée, la moitié des études se concentrant sur trois populations : les Carpates (N = 5), la Finlande et la Carélie (N = 6) et l'Ibérie (N = 5) (Fig.1). Les populations Italienne et Dinarique-Balkanique ont été représentées dans quatre études chacune, tandis que les populations Alpine, Balte, d'Europe centrale et Scandinave n'ont été analysées que dans deux études. Les études examinées étaient toutes spécifiques à un site et différaient grandement en termes d'objectifs, de type de données d'entrée, de taille d'échantillon et de méthodologie. Comme plusieurs articles ont utilisé plus d'un type de données biologiques d'entrée (Fig. 2), la somme des cas dans lesquels ils ont été employés est plus grande que le nombre total d'études (Tab. 3).

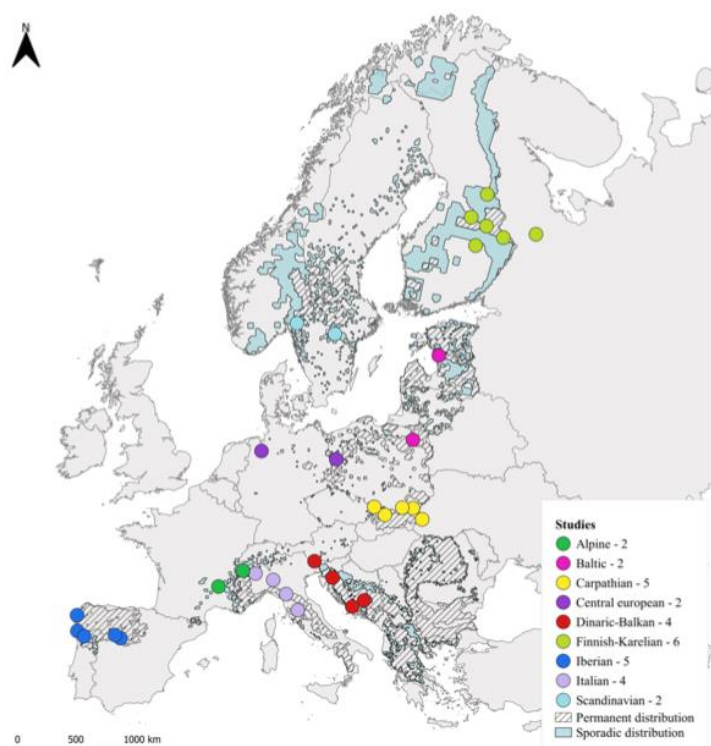


Figure 1 - Carte de la zone d'étude décrivant les régions de distribution permanente et sporadique des loups (mise à jour de Hulva et al. (2017) ; les données de la Carélie Russe, de la Biélorussie et de l'Ukraine sont manquantes), ainsi que la répartition et le nombre d'études analysées par population de loups

Données biologiques d'entrée

Les **données de détection** ont été utilisées dans neuf études et comprenaient à la fois des données de **présence** uniquement (Louvrier et al., 2018 ; Kusak et al., 2009 ; Rodríguez-Freire et Crecente-Maseda, 2007) et des données de présence-absence (Grilo et al., 2019 ; Ronnenberg et al., 2017 ; Ordiz et al., 2015 ; Huck et al., 2011 ; Jędrzejewski et al., 2005, 2004). La plupart des données de **présence-absence** contenaient des observations supposées représenter de véritables absences, mais certaines considéraient des pseudo-absences (Grilo et al., 2019 ; Ronnenberg et al., 2017).

Les données sur les déplacements étaient le deuxième type de données le plus courant, utilisé dans 13 études. Lorsque l'objectif d'une étude est d'estimer la résistance individuelle aux déplacements, les données de relocalisation doivent être préférées aux données de détection, et les données de cheminement préférées aux deux, car elles sont les plus informatives. Malgré les avantages des données sur les voies d'accès par rapport aux autres types de données, celles-ci n'ont été utilisées que dans quatre études (Rio-Maior et al., 2019 ; Gurarie et al., 2011 ; Blanco et al., 2005 ; Kusak et al., 2005), tandis que la relocalisation a été utilisée dans neuf (Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Gula et al., 2009 ; Kojola et al., 2009 ; Kusak et al., 2009 ; Blanco et Cortés, 2007 ; Wabakken et al., 2007 ; Kojola et al., 2006 ; Blanco et al., 2005). Le système de positionnement global (GPS) et les colliers radiotéléométriques à très haute fréquence (VHF) ont été utilisés dans cinq et quatre études, respectivement, tandis qu'une combinaison des deux a été utilisée dans quatre études. Le plus petit nombre de loups équipés d'un collier était de 1 (Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Gula et al., 2009) et le plus grand de 82 (Kojola et al., 2009).

Les données génétiques étaient le type de données le plus courant, utilisées dans 14 études, et collectées à partir de différentes sources, comme les carcasses de loups (Szewczyk et al., 2019 ; Hulva et al., 2018 ; Djan et al., 2014 ; Hindrikson et al., 2013 ; Jansson et al., 2012 ; Scandura et al., 2011 ; Gula et al., 2009 ; Fabbri et al., 2007 ; Valière et al., 2003), des peaux (Aspi et al., 2009), des carcasses de proies (Szewczyk et al., 2019 ; Milanese et al., 2018) ou des excréments (Hulva et al., 2018 ; Ordiz et al., 2015 ; Czarnomska et al., 2013 ; Scandura et al., 2011 ; Valière et al., 2003).

Approches méthodologiques

Les obstacles à la connectivité des loups ont été déduits de l'avis d'experts dans 18 études et identifiés par des méthodes empiriques dans 14 (Fig. 3). Parmi les 18 études qui se sont appuyées sur des avis d'experts, neuf ont analysé l'utilisation, la sélection ou l'adéquation de l'habitat des loups, mais n'ont pas intégré leurs résultats dans une surface de résistance ou un chemin de moindre coût, ni tenté d'évaluer le succès de la dispersion ou les fréquences de franchissement des barrières présumées (Grilo et al., 2019 ; Louvrier et al., 2018 ; Ronnenberg et al., 2017 ; Ordiz et al., 2015 ; Gurarie et al., 2011 ; Jędrzejewski et al., 2005 ; Kusak et al., 2005 ; Jędrzejewski et al., 2004 ; Valière et al., 2003). **Huit autres études ont analysé la structure génétique du loup par le biais d'algorithmes de regroupement bayésien et d'analyses de la variance moléculaire, mais se sont appuyées sur l'avis d'experts et la littérature pour expliquer leurs résultats, en émettant l'hypothèse d'une présence de barrière** (Szewczyk et al., 2019 ; Djan et al., 2014 ; Czarnomska et al., 2013 ; Jansson et al., 2012 ; Scandura et al., 2011 ; Aspi et al., 2009 ; Fabbri et al., 2007 ; Aspi et al., 2006). Une étude a attribué des valeurs d'adéquation pour chaque fonctionnalité paysagère en se basant sur l'avis d'experts

(Rodríguez-Freire et Crecente-Maseda, 2007), ce qui peut être subjectif et source d'erreurs (Milanesi et al., 2017*b*). En ce qui concerne les approches empiriques employées (N = 14), plus de la moitié des études (N = 8) ont analysé les fréquences de croisement ou le succès de la dispersion (Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Kojola et al., 2009 ; Kusak et al., 2009 ; Blanco et Cortés, 2007 ; Wabakken et al., 2007 ; Kojola et al., 2006 ; Blanco et al., 2005), tandis que les autres (N = 6) ont utilisé la génétique du paysage (Hulva et al., 2018 ; Milanesi et al., 2018 ; Hindrikson et al., 2013 ; Gula et al., 2009), des chemins de moindre coût dérivés de modèles d'adéquation de l'habitat utilisant des données de détection (Huck et al., 2011) et des fonctions de sélection des ressources basées sur des données de mouvement (localisations GPS ; Rio-Maior et al., 2019).

Facteurs identifiés comme facteurs d'obstacles à la connectivité

Les principaux facteurs d'obstacles à la connectivité des loups qui ont été identifiés par des approches empiriques sont résumés dans le Tab. 2.

Les infrastructures linéaires sont les facteurs d'obstacles les plus courants testés dans les études que nous avons examinées. Ils ont été analysés dans neuf études, en utilisant différents types de données [par exemple, la densité des routes (Huck et al., 2011 ; Gula et al., 2009), la présence ou la proportion de routes pavées (Rio-Maior et al., 2019), les autoroutes (Hulva et al., 2018 ; Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Kojola et al., 2009 ; Kusak et al., 2009 ; Blanco et Cortés, 2007 ; Kojola et al., 2006 ; Blanco et al., 2005), et barrages (Ražen et al., 2016)]. L'impact négatif possible de ces structures sur la connectivité des loups variait selon les études, mais était atténué par la présence de structures de franchissement, telles que des ponts ou des passages souterrains, qui ont été signalés comme étant utilisés par les loups dans plusieurs cas (44% ; (Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Kusak et al., 2009 ; Blanco et al., 2005)).

La présence humaine et les perturbations ont été les deuxièmes facteurs les plus évalués. Elles ont été analysées dans sept études à l'aide de différents types de données, telles que la densité humaine (Gula et al., 2009), les données sur la couverture terrestre (Rio-Maior et al., 2019 ; Hindrikson et al., 2013 ; Huck et al., 2011 ; Gula et al., 2009) et les indicateurs de risques liés à l'homme (par exemple, la présence ou la proportion d'établissements et de zones urbaines, de zones cultivées, de zones avec présence de bétail, de parcs éoliens ; Rio-Maior et al., 2019 ; Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Blanco et al., 2005). Dans la plupart des cas (57%), leur rôle dans la création d'obstacles à la connectivité des loups a été confirmé.

Les **caractéristiques géographiques** (c'est-à-dire les grands plans d'eau, les rivières, les montagnes) ont été testées dans sept études et confirmées comme moteurs de barrières dans quatre d'entre elles. Les baies sans glace (dues à la fonte naturelle des glaces) étaient responsables de l'entrave à la dispersion et du contact entre les populations (Kojola et al., 2009 ; Wabakken et al., 2007), **tandis qu'un grand golfe et des terrains montagneux se sont avérés limiter le flux génétique entre les sous-populations** (Milanesi et al., 2018 ; Hindrikson et al., 2013). Dans trois autres cas, les caractéristiques géographiques n'étaient pas une barrière, car les loups ont été signalés comme ayant traversé des rivières par des structures artificielles telles que des barrages, ou des zones peu profondes (Ražen et al., 2016 ; Blanco et Cortés, 2007 ; Blanco et al., 2005).

La chasse au loup a été abordée et identifiée comme un obstacle à la connectivité des loups dans trois études (Kojola et al., 2009 ; Wabakken et al., 2007 ; Kojola et al., 2006), dans des zones Fennoscandiennes d'élevage de rennes où la chasse au loup est légale. Tous les loups suivis qui se sont dispersés dans ces zones ont été tués avant qu'ils ne parviennent à se reproduire.

Les processus écologiques ont été évalués dans deux études. Dans l'une d'elles, l'effet de la fragmentation de la forêt (mesurée par des indices de fragmentation ; Jaeger, 2000) sur la dispersion des loups a été analysé et n'a pas été considéré comme une barrière (Gula et al., 2009). De l'autre, la compétition intraspécifique entre les loups disperseurs et les loups résidents, mesurée par la présence de sites d'habitation de différentes meutes, a été identifiée comme une barrière (Rio-Maior et al., 2019).

Facteurs déterminants des barrières à loups

Trois prédicteurs candidats (*Wolf_pop*, *MainPrey*, *LandCover*) présentaient une colinéarité élevée (i.e. $VIF \geq 5$) avant et après régression et ont été retirés de la procédure de modélisation, laissant onze prédicteurs à utiliser pour la construction du modèle (Tab. 1). Notre deuxième hypothèse (*Land Cover*) a été exclue en raison de la forte colinéarité du prédicteur. La procédure de sélection des prédicteurs (Zuur et al., 2007) a donné lieu à quatre modèles à analyser (un par hypothèse), consistant en : **H1** - Caractéristiques écologiques et géographiques : 2 variables ; **H3** - Disponibilité des proies : 3 variables ; **H4** - Structure des populations de loups : 1 variable ; **H5** - Perturbations anthropogéniques : 2 variables (Tab. 4). Comme seules les variables *Human_density* et *Antr_Stru* présentaient un IC 90% qui n'incluait pas le 0, notre sixième hypothèse (combinaison de facteurs) était redondante et donc exclue de l'analyse.

L'hypothèse la mieux soutenue par notre procédure de sélection de modèles (c'est-à-dire la seule à présenter un modèle avec $\Delta AIC < 2$) était l'hypothèse 5 - L'occurrence des barrières est influencée par les perturbations anthropiques (Tab. 4). Ceci inclut deux variables avec une influence différente : des valeurs plus élevées de la densité humaine moyenne et l'absence de structures anthropogéniques étaient liées à une plus grande probabilité d'apparition de barrières (Tab. 5).

Tableau 4 - Résultats de la sélection de modèles avec le meilleur modèle par hypothèse sélectionné par sélection rétrograde. Degrés de liberté (df), valeur AICc et $\Delta AICc$. Meilleur modèle global (c'est-à-dire avec la valeur AICc la plus faible et un $\Delta AICc=0$) en gras. Les acronymes des variables sont définis dans le Tab. 1

Hypotheses	Model	df	AICc	$\Delta AICc$
	Null	2	22.500	10.995
	Full	18	61.643	50.138
H1	Eco	6	28.153	16.648
	Geo			
H3	<i>PreySp_density</i>	8	32.051	20.546
	<i>DomPrey_density</i>			
	<i>WildPrey_density</i>			
H4	<i>Pop_size</i>	4	22.515	11.010
H5	<i>Human_density</i>	6	11.505	0.000
	<i>Antr_Stru</i>			

Le modèle a présenté une capacité de prédiction parfaite, avec une valeur AUC de 1,00 (Hanley et McNeil, 1982).

Tableau 5 - Meilleur modèle (Hypothèse 5 ; voir Tab. 4) coefficients (Coef), erreurs standards (SE), valeur de signification [$p (>|z|)$], et intervalles de confiance à 90% (CI 90%) des variables incluses dans le meilleur modèle expliquant l'occurrence des barrières à la connectivité des loups. Les acronymes des variables sont définis dans le Tab. 1

Predictors	Coef	SE	$p(> z)$	CI 90 %	
				5 %	95 %
Intercept	1.953	1.665	0.241	-0.786	4.692
Human_density	7.467	4.222	0.077	0.523	14.412
Antr_Stru	-7.285	3.420	0.033	-12.911	-1.658

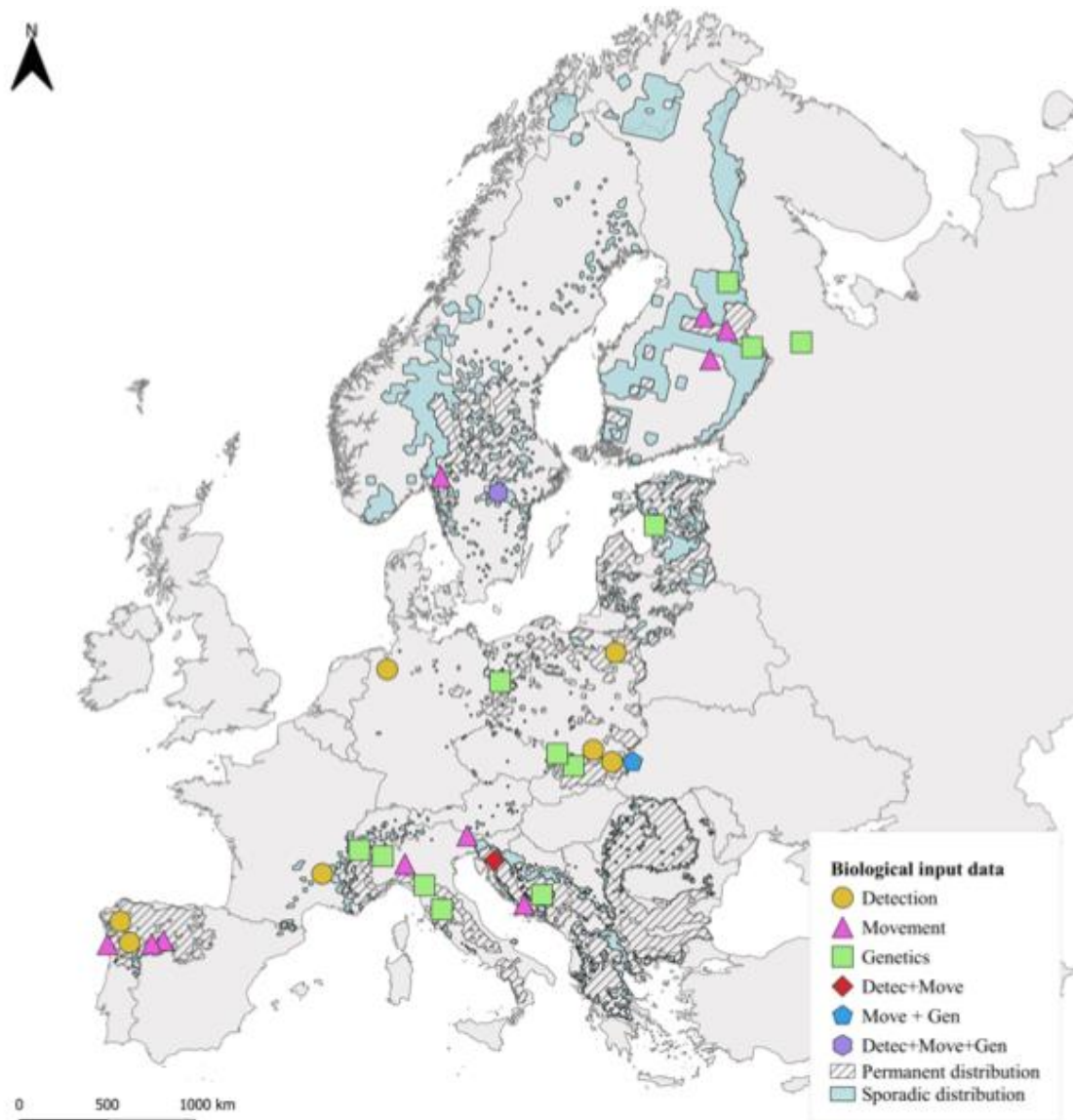


Figure 2 - Carte de la zone d'étude décrivant la répartition des études selon leur type de données d'entrée biologiques (c'est-à-dire la détection, le mouvement, les données génétiques ou leurs combinaisons) et les régions de distribution permanente et sporadique des loups (mise à jour à partir de Hulva et al. (2017) ; les données de la Carélie russe, du Belarus et de l'Ukraine sont manquantes). Abréviations : Detec=Données de détection ; Move=Données de mouvement ; Gen=Données génétiques

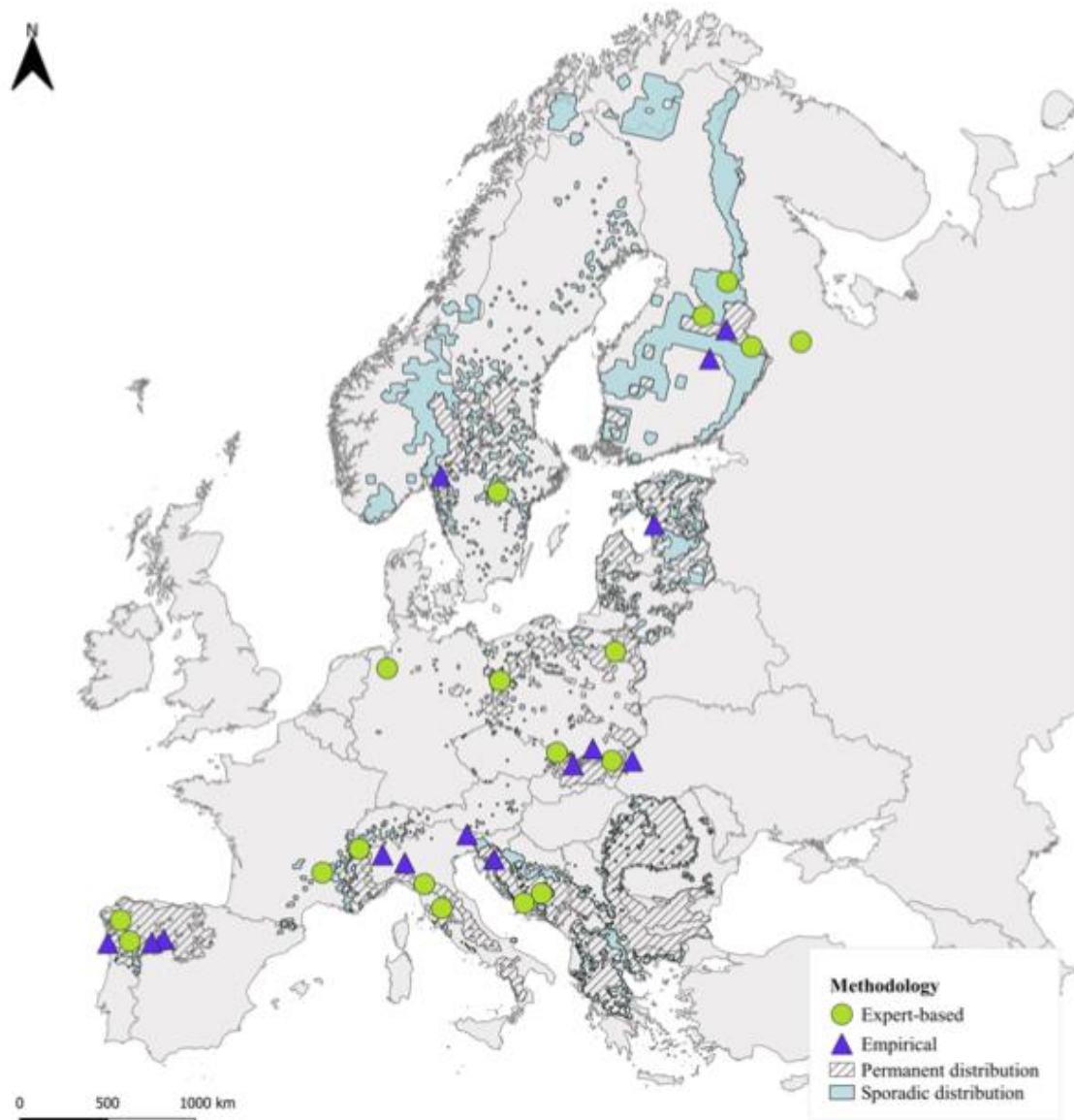


Figure 3 - Carte de la zone d'étude décrivant la répartition des études selon leur approche méthodologique (c'est-à-dire basée sur l'opinion d'experts ou empirique) et les régions de distribution permanente et sporadique des loups (mise à jour de Hulva et al. (2017) ; les données de la Carélie Russe, du Belarus et de l'Ukraine sont manquantes)

DISCUSSION

Un changement récent du contexte de conservation a permis l'expansion du loup dans des régions de son aire de répartition historique qui sont maintenant fortement transformées par l'homme (Cimatti et al., 2021 ; Chapron et al., 2014). Le principal défi pour la conservation des grands carnivores dans les paysages façonnés par l'homme est d'assurer la stabilité des populations en expansion tout en favorisant le rétablissement de celles qui sont en déclin ou isolées. L'identification des obstacles à la connectivité, et de leurs facteurs, est donc cruciale pour relever ces défis. Nous décrivons ici les différents types de données et les méthodes utilisées pour détecter la présence de barrières dans les populations de loups Européennes. Nous avons trouvé plusieurs approches qui diffèrent grandement tant au niveau des données d'entrée (i.e., détection, mouvement, génétique) que de la complexité des analyses méthodologiques (i.e., fréquences de croisement, succès de dispersion, surfaces de moindre

coût et de résistance, génétique du paysage). Nous avons constaté que la plupart des publications scientifiques ne visaient pas à identifier ou à décrire les obstacles à la connectivité, à la dispersion ou au flux génétique des loups. La plupart des études se sont concentrées sur l'analyse de modèles écologiques distincts mais ont abordé les questions de connectivité des populations dans le cadre de la discussion de leurs résultats, tout en s'appuyant sur l'avis d'experts. Toutefois, cela n'était pas dû à un manque de données ou à leur faible qualité, mais aux spécificités de chaque étude. L'utilisation de données génétiques dans les études sur les loups est en augmentation, car les méthodes deviennent plus précises et plus abordables (Linnell et al., 2013). Les données génétiques étaient le type de données le plus couramment utilisé (dans 43% des études) mais sont moins souvent appliquées dans des approches basées sur des tests d'hypothèses explicites, comme la **génétique du paysage** (29%). Les données sur les déplacements sont le deuxième type de données le plus utilisé (40% des études), principalement pour analyser les fréquences de croisement et les modèles et succès de dispersion. Bien qu'elle soit une base de référence utile pour les études sur l'écologie de l'habitat et pour dériver des surfaces de résistance, la détection n'a été utilisée que dans 28% des études. Nous avons constaté des lacunes dans les connaissances concernant certaines populations, principalement les populations alpine et d'Europe centrale, qui ne présentaient aucune étude empirique, mais aussi les populations Scandinave et Balte, qui sont chacune représentées par une étude empirique. En ce qui concerne les populations alpines et d'Europe centrale, l'identification des barrières serait cruciale pour évaluer leur potentiel d'expansion et de connectivité à d'autres populations, car toutes deux souffrent d'un fort **effet fondateur** ((Szewczyk et al., 2019 ; Fabbri et al., 2007). Même pour d'autres populations bien étudiées (par exemple, les populations Finlandaise et Carélienne, des Carpates et Ibérique), il y a un manque d'approches empiriques standardisées pour évaluer les barrières. Néanmoins, nous avons pu identifier les principaux facteurs de barrières pour sept des neuf populations Européennes de loups (Chapron et al., 2014). Le fait que plus de la moitié des études examinées systématiquement n'aient pas identifié les barrières par des approches empiriques remet en cause une identification correcte et rigoureuse de ses moteurs et la recherche d'un modèle général pour les populations de loups Européennes. Ces études ne doivent cependant pas être écartées car elles peuvent contribuer à orienter les futures questions de recherche sur ce sujet. Malgré les défis, les obstacles liés à la présence humaine et aux perturbations, ainsi que les caractéristiques géographiques ont été largement rapportés pour différentes populations. La chasse au loup a été décrite comme un facteur qui entrave fortement le déplacement, l'installation et le flux génétique des populations de loups Finlandaises et Caréliennes et Scandinaves. On estime que le braconnage (c'est-à-dire l'abattage illégal) est la principale cause de mortalité des loups en Scandinavie, mais près de 70% des événements ne sont pas détectés (braconnage cryptique ; (Liberg et al., 2012)). Ainsi, de nombreux événements de mise à mort ne sont pas signalés et leur rôle dans la contribution à un effet barrière peut encore être sous-estimé dans ces populations de loups et dans d'autres. Le dégel du golfe entre la Suède et la Finlande a également été identifié comme une barrière à la dispersion et à la connectivité des loups. Les deux populations, mais surtout la Scandinave, dépendent des loups immigrés pour maintenir leur diversité génétique. Les niveaux actuels d'abattage de loups ainsi que le changement climatique actuel et futur pourraient avoir un effet négatif sur le taux d'immigration entre ces populations (Kojola et al., 2009). L'existence de barrières à la connectivité entre les populations est l'un des principaux obstacles au rétablissement des loups dans les paysages Européens (Hindrikson et al., 2017), mais aucune étude n'a encore analysé les barrières dans ce vaste contexte. Tout

en reconnaissant que la spécificité des sites et la rareté des données de haute qualité à l'échelle continentale font de notre approche une entreprise difficile, nous soutenons qu'il est crucial de systématiser les informations disponibles pour permettre une perspective plus généralisée de ce qui peut limiter l'expansion de l'aire de répartition et la connectivité des loups en Europe. Guidés par ce besoin de conservation et de gestion, et reconnaissant les limites de la taille de l'échantillon, nous avons identifié ce qui semble être un modèle plus général dans les mécanismes sous-jacents menant aux barrières de connectivité.

L'hypothèse la plus soutenue pour expliquer l'apparition de barrières à la connectivité des loups comprenait deux prédicteurs liés aux perturbations anthropiques. Une densité humaine moyenne plus élevée et l'absence de structures anthropiques ont été associées à une plus grande probabilité d'apparition de barrières. Les barrières anthropiques sont un modèle commun pour de nombreux grands carnivores. Par exemple, dans la définition de l'initiative Jaguar Corridor, qui vise à promouvoir la conservation du jaguar par l'établissement d'un corridor écologique entre les unités de conservation du jaguar en Amérique centrale et du Sud (Rabinowitz et Zeller, 2010), il est clair que les caractéristiques anthropiques sont des promoteurs du risque de mortalité du jaguar, et peuvent donc agir comme une barrière aux déplacements individuels et au flux génétique (Zeller et al., 2013). Dans un examen récent des impacts des paysages dominés par l'homme sur les ours, Morales-González et al. (2020) ont souligné que la densité, les structures et les activités humaines limitent la présence des ours et, par conséquent, leurs déplacements. Certains d'entre eux ont été clairement identifiés comme des obstacles pour des populations spécifiques, comme les infrastructures de transport pour la population d'ours de Cantabrie (nord de l'Espagne) (Mateo-Sánchez et al., 2014). Nos résultats sont également conformes à ceux de Hindrikson et al. (2017), qui ont signalé que les facteurs liés à l'homme étaient la principale source de menaces pour les loups Européens, et à ceux de Cimatti et al. (2021), qui ont constaté qu'une diminution de la densité de la population humaine associée à des changements de la couverture terrestre a probablement contribué au récent rétablissement des populations de loups et d'autres carnivores Européens. Cependant, nos résultats ont également contredit notre attente d'un effet de barrière lié à la présence de structures anthropiques. Ces résultats reflètent probablement notre incapacité à prendre en compte les passages et les corridors qui permettent aux loups de se disperser, et qui ont été décrits dans plusieurs études (Ražen et al., 2016 ; Ciucci et al., 2009 ; Kusak et al., 2009 ; Blanco et al., 2005). Les loups ont souvent été trouvés en train de traverser des routes et des autoroutes, en utilisant des ponts, ou des passages inférieurs et supérieurs, montrant une grande **plasticité comportementale** dans l'adaptation aux infrastructures linéaires. Nos résultats peuvent suggérer que les structures de franchissement existantes, que nous n'avons pas pu prendre en compte dans l'analyse, sont efficaces pour permettre la connectivité entre les meutes et les populations de loups.

CONCLUSIONS

Notre revue a résumé les principaux facteurs contribuant comme obstacles à la connectivité des populations de loups en Europe. Nous rapportons très peu d'études abordant directement et testant empiriquement ce sujet, pour l'une des espèces les plus emblématiques et les plus étudiées, habitant l'un des paysages les plus modifiés au monde (Venter et al., 2016). Nous avons constaté des lacunes dans les connaissances, mais aussi l'absence d'une méthodologie standardisée pour évaluer l'occurrence et les impacts des barrières par des

approches empiriques. La mise en place d'un réseau de programmes de surveillance intensive à long terme, travaillant à des échelles géographiques plus larges, ainsi que des recherches explicites basées sur des hypothèses et utilisant des méthodologies empiriques standardisées, pourraient contribuer à combler le manque de données et de connaissances sur ce sujet. L'intégration de la recherche sur le loup dans des plateformes internationales en ligne telles que la base de données EUROMAMMALS, dont l'espèce est toujours absente, peut contribuer à promouvoir l'accès à des données standardisées et le partage des connaissances entre chercheurs.

Notre analyse **des moteurs des barrières** a mis en évidence le rôle des facteurs anthropiques dans l'établissement de barrières à la connectivité des populations de loups. Bien que les loups aient développé des moyens de faire face aux perturbations anthropiques (Cimatti et al., 2021 ; Cretois et al., 2021), leurs déplacements individuels et leur dispersion sont toujours conditionnés par l'augmentation des densités humaines dans leur aire de répartition (Wolf et Ripple, 2017), **ce qui peut conduire à des populations moins connectées**. Comme la population humaine Européenne devrait continuer à augmenter dans un avenir proche (Giannakouris, 2008), les loups seront en contact plus étroit avec les humains et, par conséquent, exposés à des conflits homme-faune plus élevés et plus fréquents (Milanesi et al., 2017*a*). La réduction de l'impact d'une augmentation de la densité humaine nécessite des efforts coordonnés entre les pays Européens pour assurer la pérennité des corridors de sauvegarde transnationaux et des structures de franchissement permettant les déplacements des loups. **D'autre part, le processus actuel d'abandon des terres devrait se poursuivre dans les zones agricoles Européennes** (Verburg et Overmars, 2009). La diminution de la pression humaine qui en découle (l'augmentation prévue de la densité humaine étant principalement liée aux zones urbaines) et les modifications de l'occupation des sols profiteront probablement aux populations de grands carnivores (Cimatti et al., 2021 ; Boitani et Linnell, 2015 ; Navarro et Pereira., 2012). Cependant, à mesure que les populations de loups se rétablissent et s'étendent et que les zones tampons entre les loups et les hommes sont réduites, la crainte de « perdre le paysage » devient réelle pour de nombreuses communautés locales (Ghosal et al., 2015). Dans leur entendement, la protection du loup est préférée à la production tant par l'opinion publique que par les décideurs politiques, et ils craignent donc de perdre leur mode de vie traditionnel et la gestion des terres au profit de la conservation du loup (Pettersson et al., 2021). Cette crainte pourrait alimenter des attitudes négatives envers les loups. L'absence de politiques de conservation efficaces et les attitudes négatives envers les loups augmentent le risque d'extinction des loups (König et al., 2020). Ainsi, les décideurs politiques devraient mettre en œuvre une législation protectrice dans les pays ou régions où elle fait encore défaut, et renforcer les sanctions pour l'abattage des loups là où il s'agit déjà d'une activité illégale. Les gouvernements régionaux devraient mettre en œuvre des programmes de coexistence qui prennent en compte les intérêts des différentes parties prenantes, afin que la confiance s'installe entre les parties et que l'efficacité de ces programmes soit assurée. À long terme, les campagnes d'éducation et de sensibilisation à l'environnement sont envisagées comme une étape importante vers la coexistence de l'homme avec les loups, dans une approche de partage des terres.