

Les attaques de loups sur les chiens de chasse sont négativement liées à l'abondance des proies en Finlande : une analyse au niveau du territoire des loups

European Journal of Wildlife Research (2023) 69:26
<https://doi.org/10.1007/s10344-023-01652-8>

RESEARCH



Wolf attacks on hunting dogs are negatively related to prey abundance in Finland: an analysis at the wolf territory level

Ilpo Kojola¹ · Ville Hallikainen¹ · Vesa Nivala¹ · Samuli Heikkinen² · Mari Tikkinen³ · Esa Huhta¹ · Leena Ruha² · Jyrki Pusenius⁴

Received: 10 October 2022 / Revised: 21 January 2023 / Accepted: 25 January 2023
© The Author(s) 2023

Résumé

Les attaques de loups (*Canis lupus*) sur des chiens (*C. familiaris*) sont probablement motivées à la fois par la prédation et par l'élimination de concurrents potentiels. Indépendamment de ces motivations alternatives chez les loups, le risque d'attaques pourrait être plus élevé lorsque la densité de proies primaires est faible. Nous avons examiné le nombre de chiens tués par les loups territoriaux en Finlande en relation avec la densité de population des ongulés les plus abondants, l'élan (*Alces alces*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). La plupart des attaques de loups sur des chiens ont lieu lors de la chasse avec des chiens. Le nombre de chiens tués par les loups est en relation négative très significative avec la densité de population de cerfs de Virginie et avec la biomasse totale d'ongulés par unité de surface, qui est largement déterminée par la densité de cerfs de Virginie. Nos résultats indiquent que l'abondance de proies sauvages diminuerait le risque d'attaque des chiens par les loups. De l'autre côté de la médaille prévalent deux faits indéniables dont les gestionnaires de la faune ont dû prendre connaissance. Le cerf de Virginie, bien qu'il puisse atténuer le conflit entre le loup et l'homme, est une espèce exotique qui est à l'origine de plus de 6 000 collisions routières par an en Finlande. Un facteur qui semble augmenter le risque d'attaques de chiens par des loups est la faible densité d'ongulés dans les régions où l'élan est la seule proie remarquable. Une plus grande densité d'élans pourrait diminuer le risque d'attaques, mais d'un autre côté, une plus grande densité pourrait augmenter le risque de graves collisions routières et de dommages causés par l'aboutissement dans les forêts.

INTRODUCTION

Les attaques sur les animaux domestiques sont restées l'un des plus grands défis mondiaux pour la conservation des populations de grands carnivores (Linnell et al. 2001 ; Cervasi et al. 2021). Les attaques de loups (*Canis lupus*) sur les chiens domestiques (*C. familiaris*) sont un conflit à petite échelle entre l'homme et les grands carnivores, comparé à un conflit dû à la déprédation des moutons et autres animaux d'élevage, mais un conflit remarquable dans certaines régions (Fritts et Paul 1989 ; Kojola et Kuittinen 2002 ; Backeryd 2007 ; Olson et al. 2015 ; Bassi et al. 2021 ; Tikkinen et Kojola 2020 ; Trbojevic et al. 2020).

L'environnement biologique peut affecter le risque de dommages causés par les carnivores en raison de la relation potentielle entre l'abondance de la population de proies sauvages et l'ampleur des dommages que les loups pourraient causer en tuant des animaux domestiques. **L'hypothèse de la rareté des proies** (Nelson et al. 2016) suppose que les déprédations du bétail par les loups peuvent augmenter lorsque les proies sauvages existent en faible densité dans les domaines vitaux des loups. Certaines études indiquent que les taux élevés de déprédation du bétail sont associés à une faible densité d'ongulés sauvages (Meriggi et al. 1996 ; Cervasi et al. 2014 ; Khorozyan et al. 2015 ; Janeiro-Oteroa et al. 2020), fournissant ainsi des preuves empiriques qui semblent soutenir **l'hypothèse de la rareté des proies**.

Les chiens domestiques descendent du loup et peuvent se reproduire avec lui (par exemple, Salvatori et al. 2020 ; Harmoinen et al. 2021). Bien plus souvent, les rencontres entre chiens et loups se terminent par des attaques mortelles des loups sur les chiens (Fritts et Paul 1989 ; Kojola & Kuittinen 2002 ; Kojola et al. 2004 ; Backeryd 2007 ; Bassi et al. 2021 ; Tikkinen et Kojola 2020). **Les chiens domestiques diffèrent des animaux d'élevage à la fois dans les dimensions écologiques et sociales du conflit entre le loup et l'homme**. Les chiens partagent la même guildes de carnivores que les loups, et par conséquent, leur principale motivation pour attaquer les chiens n'est pas la prédation pour la nourriture mais l'élimination de concurrents potentiels bien que les loups mangent généralement aussi du chien qu'ils ont tué (Fritts et Paul 1989 ; Kojola et Kuittinen 2002 ; Backeryd 2007 ; Bassi et al. 2021). Occasionnellement, les chiens peuvent même constituer une part importante du régime alimentaire des loups (Trbojevic et al. 2020). Les chiens domestiques, indépendamment de leurs rôles concrets (chasse, opérations de sauvetage, garde du bétail, etc.), sont généralement considérés comme des membres de la famille et donc comme inestimables par leurs propriétaires (Bisi et al. 2010).

On sait très peu de choses sur l'influence potentielle de l'abondance des proies sur le risque d'attaques de loups sur des chiens domestiques. Les résultats obtenus en Estonie et dans l'est de la Finlande montrent que le risque est plus élevé les années où les densités de proies sont faibles (Kojola et al. 2022). **Ici, nous évaluons l'hypothèse de la rareté des proies au niveau du territoire du loup en Finlande**. L'examen des incidences au niveau du territoire nous donne potentiellement une image beaucoup plus détaillée des effets de l'abondance des proies, et dans la présente étude, nous pouvons également prendre en compte le nombre estimé de loups occupant le territoire.

ZONE D'ETUDE

Notre zone d'étude est constituée de territoires de loups situés en Finlande en dehors de la région d'élevage de rennes, de l'hiver 2016/2017 à l'hiver 2019/2020 (Fig. 1). Le paysage prédominant est une forêt boréale de conifères où les principales espèces d'arbres sont le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'épicéa commun (*Picea abies*). En dehors de la région d'élevage des rennes, la topographie est relativement plate ; l'altitude varie entre 0 et 354 m au-dessus du niveau de la mer. Parmi les proies les plus nombreuses du loup, l'élan (*Alces alces*) est présent dans toute la zone d'étude, tandis que le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) n'est présent que dans le sud-ouest. La répartition du chevreuil (*Capreolus capreolus*) est plus large que celle du cerf de Virginie, mais les densités de population sont faibles dans l'est.

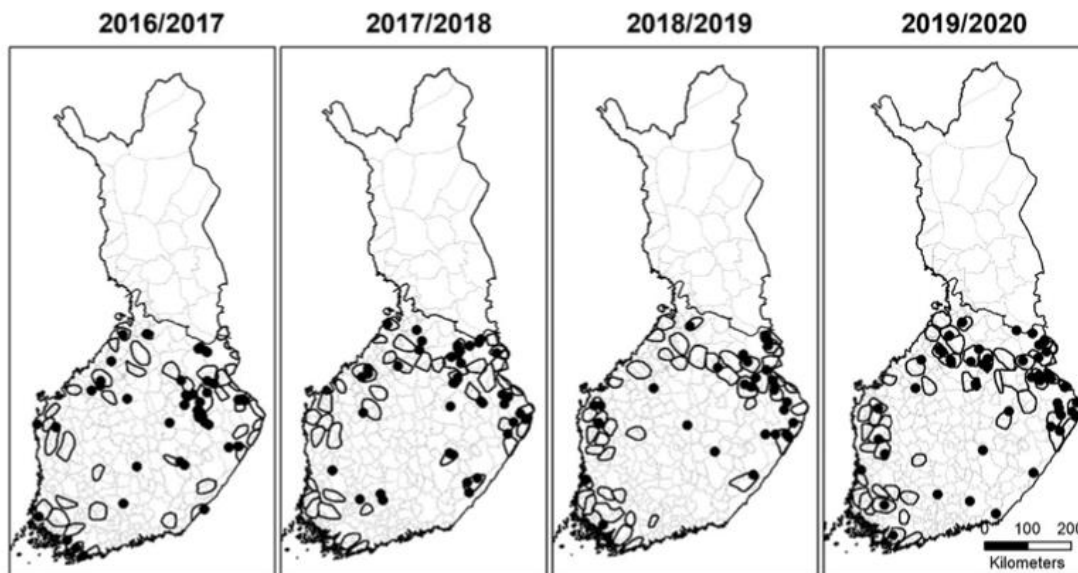


Fig. 1. Chiens tués par le loup (points noirs) et territoires des loups en Finlande en dehors de la région d'élevage de rennes en 2016-2020

DONNEES

Les loups

Les limites du territoire des loups (Fig. 1) ont été évaluées à partir d'observations ponctuelles pour les meutes et les couples enregistrées par environ 2000 personnes de contact volontaires pour les grands carnivores et les emplacements des loups territoriaux munis de colliers GPS, et la génétique non invasive a été utilisée pour séparer les meutes et les couples voisins les uns des autres (Kojola et al. 2018 ; Heikkinen et al. 2020). La taille estimée de la population de loups en mars a augmenté de 150-165 (2017) à 216-246 (2020) au cours de notre période d'étude (Heikkinen et. 2018, Kojola et al. 2018 ; Heikkinen et al. 2019, 2020).

Un suivi génétique a été réalisé chaque année entre 56 et 76% de tous les territoires en 2017-2020 pour distinguer les territoires voisins les uns des autres (Heikkinen et al. 2018, 2019, 2020 ; Kojola et al. 2018).

Les délimitations des territoires étaient des polygones convexes multiples (MCP) car seules les localisations GPS fournissaient des données convenantes pour des estimations plus avancées du domaine vital. Les estimations de la taille des meutes sont des estimations de nombre basées à la fois sur les analyses génétiques des excréments collectés par les techniciens de terrain et les bénévoles de Luke et sur le nombre maximal de loups dans les observations ponctuelles faites pendant l'hiver avant la fin du mois de février. La mortalité connue a été prise en compte dans l'estimation de la taille de la meute. Les analyses génétiques et les données d'observation fournissent des estimations très corrélées de la taille de la meute (Kojola et al. 2018).

Chiens tués par des loups

Nous avons pris en compte les pertes survenues entre le 1^{er} juin et le 31 mars pour la période 2016-2020. Nous avons ignoré quelques cas survenus en avril et mai car la plupart des chiens nés l'année précédente quittent leur territoire natal à la fin du mois d'avril (Kojola et al. 2006) et il n'était donc pas possible d'estimer le nombre de loups occupant le territoire pendant ces

mois. Cette conclusion est basée sur les données de déplacement de 29 louveteaux munis de colliers en hiver (Kojola et al. 2006). Les louves femelles donnent naissance à de nouveaux petits à la fin du mois d'avril et au début du mois de mai (Kaartinen et al. 2010), ce qui entraîne la formation d'une meute familiale. Seuls les dommages acceptés lors d'une inspection formelle par les fonctionnaires locaux ont été inclus dans notre étude. Les cas ont été enregistrés dans le registre officiel (« Riistavahinkorekisteri ») ; le registre des dommages causés par la faune sauvage) avec les dates et les coordonnées géographiques (Fig. 1). Lorsque nous avons établi un lien entre les dommages et l'abondance des proies dans les territoires des loups, nous n'avons retenu que les cas survenus dans les territoires délimités des loups ($n = 91$). Ces cas représentaient 58% de toutes les victimes ($n = 156$). **Presque toutes les attaques mortelles de chiens par des loups (97%) ont eu lieu pendant les saisons de chasse d'automne (2018).**

Abondance des proies sauvages

Les densités de population d'élan, de cerfs de Virginie et de chevreuils ont été estimées à l'automne après la chasse par les clubs de chasse. La biomasse des proies disponibles pour les loups par unité de surface a été estimée sur la base des ratios faons/adultes (cerfs) dans les carnets de chasse et des poids moyens habillés des adultes et des faons ou veaux lors des saisons de chasse d'automne. **Les estimations de biomasse qui en résultent sont grossières car la structure d'âge de la population vivante n'est pas connue.** Les territoires des loups étant des MCPs délimités manuellement, nous avons utilisé les estimations de biomasse uniquement par unité aréale et non pour la superficie totale du territoire.

La densité de la population d'élan a moins varié entre les territoires de loups que la densité de chevreuils, en particulier la densité de cerfs de Virginie. La population de cerfs de Virginie était fortement concentrée dans les territoires de loups du sud-ouest (Fig. 2). L'élan était présent dans presque tous les territoires étudiés (Fig. 2). Le cerf de Virginie était fortement concentré dans le sud-ouest de la Finlande, tandis que le chevreuil était plus uniformément réparti dans l'ouest de la Finlande (Fig. 2). Seule la densité de la population d'élan était normalement répartie entre les territoires de loups (Fig. 2). La densité moyenne des élan était d'environ 3,0 élan pour 1000 ha. La distribution de la densité du cerf de Virginie et du chevreuil était biaisée (Fig. 2) car ces cervidés étaient absents de la plupart des territoires de l'est de la Finlande (Fig. 2).

Chiens dans les territoires des loups

Les pertes sont étroitement liées aux saisons de chasse. Le nombre de chiens dans les territoires de loups n'est pas connu. Le registre des dommages causés par la faune sauvage ne fournit pas la race du chien tué par un loup ni les informations personnelles concernant le propriétaire du chien, mais une enquête auprès des autorités communales nous a fourni des détails sur 32 cas survenus entre 2017 et 2020. Un seul de ces chiens a été tué par un loup dans la cour de la maison et d'autres lors de la chasse avec les chiens. Dans 20 cas (63,2%), le chien tué par un loup était d'une race utilisée pour la chasse à l'élan. Les clubs de chasse locaux indiquent le nombre de chiens de chasse à l'élan utilisés pour la chasse à l'élan par saison (du 9 octobre au 15 janvier).

Analyse statistique...

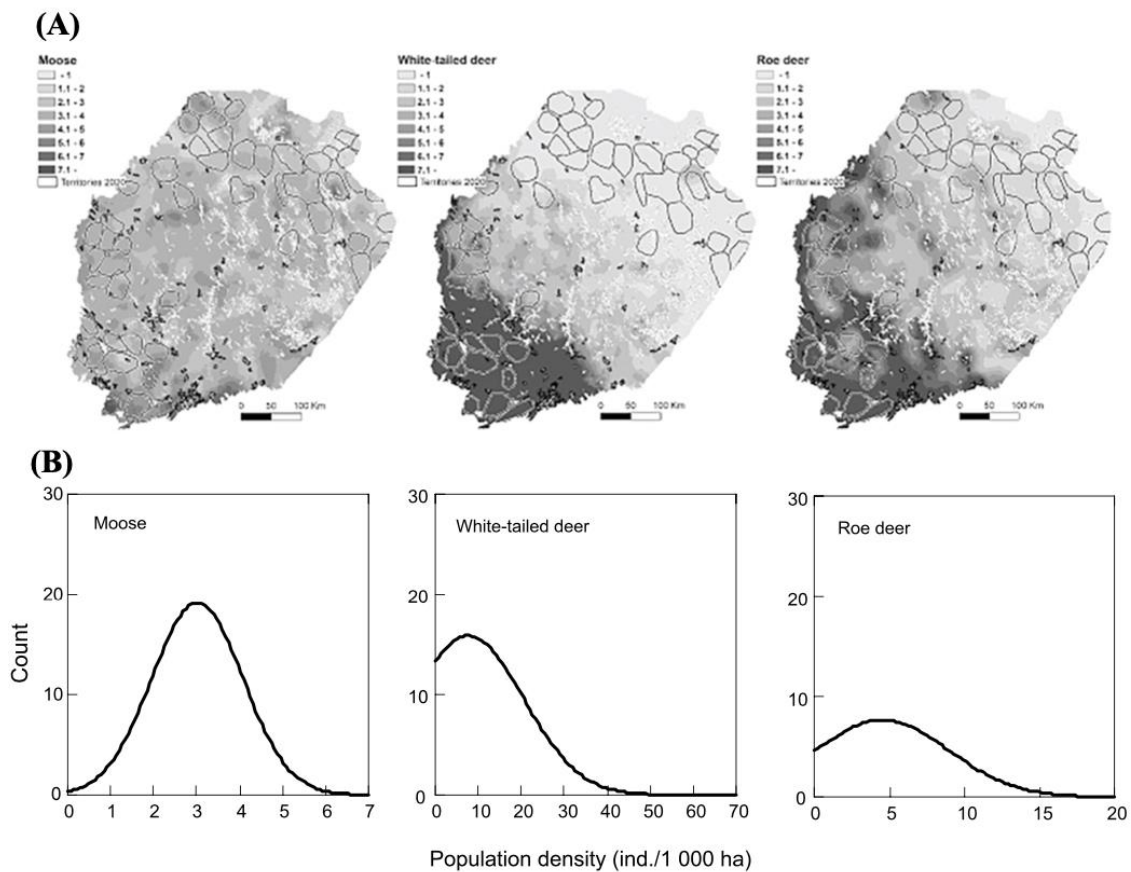


Fig. 2. Densités de population des espèces proies primaires (ind./1000 ha) et limites des territoires de loups **A** et distribution des densités de population des espèces proies au sein des territoires de loups en 2020 **B**, Finlande en dehors de la région d'élevage de rennes

RESULTATS

Sur six modèles candidats (Tableau 1), le nombre annuel de chiens tués par des loups était significativement lié au nombre de chiens chasseurs d'élans par zone du territoire (« indice de chiens ») dans deux modèles : le modèle où la taille de la meute était traitée comme une variable indépendante avec la densité de cerfs de Virginie ou avec les densités des trois ongulés (Tableau 1, Fig. 3). **Le nombre de chiens tués par des loups était lié positivement à la taille de la meute dans les six modèles.**

Le modèle où la densité de cerfs de Virginie était la seule variable pour l'abondance des proies correspondait le mieux aux données (Fig. 3, modèle 2 dans le Tableau 1). Le modèle dans lequel la densité de cerfs de Virginie a été récupérée par la densité totale d'ongulés (modèle 4 dans le Tableau 1) ne s'est que légèrement moins bien adapté ($\Delta AIC = 3,2$), en grande partie parce que la densité de cerfs de Virginie était le principal déterminant de la densité d'ongulés. Le modèle avec la biomasse totale d'ongulés n'était pas plus faible qu'un modèle avec une densité totale d'ongulés (modèle 5 dans le Tableau 1, $\Delta AIC = 4,4$).

Le modèle où les densités des trois ongulés sont traitées comme des variables indépendantes (modèle 6 dans le Tableau 1) explique 47,7% de la variation du nombre de chiens tués par les loups. Le modèle où la densité de cerfs de Virginie est la seule variable de l'abondance des proies explique 38,4% de la variation, mais l'ajustement aux résultats est remarquablement meilleur ($\Delta AIC = 28,0$) que celui du modèle où les densités des trois espèces d'ongulés sont prises en compte.

Dans un modèle où les densités des trois espèces d'ongulés ont été introduites comme variables indépendantes (modèle 6 dans le Tableau 1), le nombre de chiens tués par des loups était lié de manière significative à la densité de cerfs de Virginie, mais pas à la densité d'élan et de chevreuils.

Tableau 1. Estimations des paramètres et tests pour les modèles linéaires mixtes généralisés utilisant l'hypothèse de distribution binomiale négative pour le nombre de chiens tués (tués par des loups), lorsque l'indice canin a été inclus dans les modèles en tant que covariable. VIF est le facteur d'inflation de la variance

Variable	Estimate	Std. error	z-value	p-value	VIF
Version 1 (AIC = 345.0, $R^2 = 12.7\%$)					
Intercept	-3.320E-01	5.369E-01	-0.618	0.536	-
Wolves, Ind	1.137E-01	5.599E-02	2.031	0.042	1.03
Moose density, Ind./1000 ha	-2.142E-01	1.297E-01	-1.652	0.098	1.03
Dog index	-6.980E-01	4.993E-01	-1.398	0.162	1.04
Variance of territory	0.523				
Version 2 (AIC = 327.3, $R^2 = 38.4$)					
Intercept	-4.952E-01	3.420E-01	-1.448	0.148	-
Wolves, Ind	1.312E-01	5.284E-02	2.483	0.013	1.03
White-tailed deer density, Ind./1000 ha	-8.635E-02	2.291E-02	-3.769	0.000	1.02
Dog index	-9.896E-01	4.481E-01	-2.208	0.027	1.03
Variance of territory	0.299				
Version 3 (AIC = 339.6, $R^2 = 19.3\%$)					
Intercept	-5.565E-01	3.740E-01	-1.488	0.137	-
Wolves, Ind	1.149E-01	5.422E-02	2.119	0.034	1.01
Roe deer density, Ind./1000 ha	-1.277E-01	4.710E-02	-2.710	0.007	1.00
Dog index	-7.246E-01	4.608E-01	-1.572	0.116	1.01
Variance of territory	0.420				
Version 4 (AIC = 330.5, $R^2 = 30.2$)					
Intercept	-3.444E-01	3.568E-01	-0.965	0.334	-
Wolves, Ind	1.224E-01	5.307E-02	2.306	0.021	1.01
Total density of ungulates, Ind./1000 ha	-5.241E-02	1.437E-02	-3.646	0.000	1.01
Dog index	-8.499E-01	4.511E-01	-1.884	0.060	1.01
Variance of territory	0.335				
Version 5 (AIC = 331.7, $R^2 = 28.1$)					
Intercept	-1.378E-01	3.842E-01	-0.359	0.720	-
Wolves, Ind	1.182E-01	5.323E-02	2.221	0.026	1.01
Total biomass of ungulates, kg/1000 ha	-1.195E-03	2.949E-04	-4.053	0.000	1.00
Dog index	-7.957E-01	4.584E-01	-1.736	0.083	1.01
Variance of territory	0.354				
Version 6. (AIC = 355.3, $R^2 = 47.7$)					
Intercept	-6.996E-01	5.004E-01	-1.398	0.162	-
Wolves, Ind	1.406E-01	5.346E-02	2.631	0.009	1.03
Moose density, Ind./1000 ha	4.887E-02	1.516E-01	0.322	0.747	1.30
White-tailed deer density, Ind./1000 ha	-1.237E-01	4.101E-02	-3.016	0.003	1.75
Roe deer density, Ind./1000 ha	7.956E-02	8.054E-02	0.988	0.323	1.89
Dog index	-1.164E+00	4.754E-01	-2.449	0.014	1.08
Variance of territory	0.274				

DISCUSSION

Le taux d'attaques mortelles de loups sur des chiens domestiques est lié à l'abondance des ongulés sauvages dans les territoires de loups en Finlande. Dans quelle mesure le risque d'attaques est lié à l'abondance des ongulés, reste cependant assez discutabile car le nombre de chiens accessibles aux loups dans les territoires des loups n'est pas explicitement connu. L'abondance des chiens est probablement corrélée aux densités humaines qui sont beaucoup plus élevées dans le sud-ouest que dans l'est de la Finlande. La chasse avec des chiens est une question clé ici car presque toutes les victimes étaient liées à la chasse avec des chiens. Les chiens non tenus en laisse sont utilisés dans de nombreux types de chasse en Finlande, le

plus souvent pour la chasse à l'élan, au lièvre et au tétras. Pour le chevreuil, les chiens ne sont pas utilisés très souvent, et le cerf de Virginie est principalement abattu à partir d'affûts dans les champs agricoles et les sites d'alimentation, sans que des chiens soient utilisés pour la chasse.

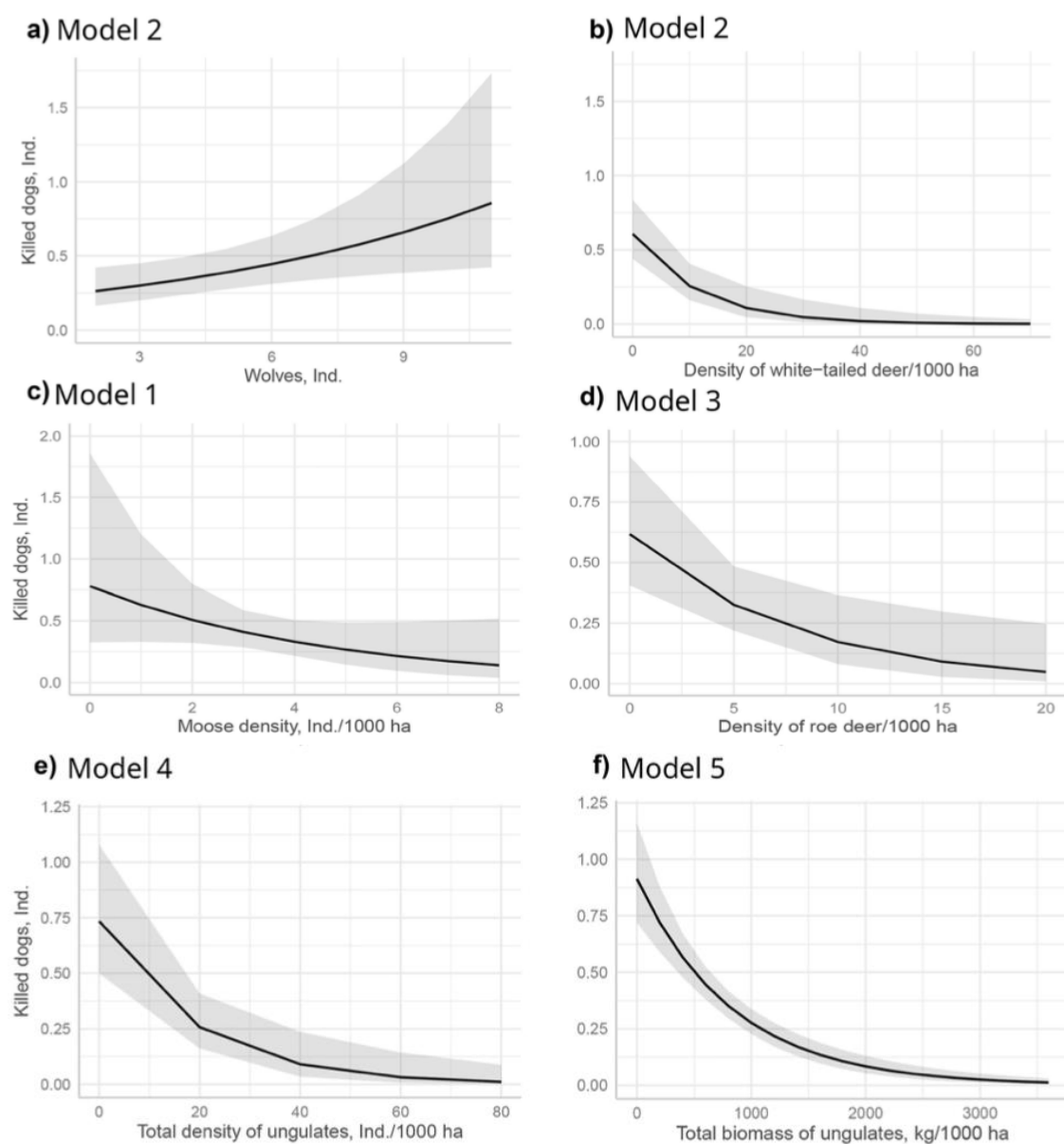


Fig. 3. Relations basées sur des modèles entre le nombre de chiens tués par des loups et le nombre estimé de loups occupant le territoire et l'abondance des proies dans les territoires de loups Finlandais, 2016-2020. Les modèles sont présentés dans le Tableau 1

Bien que les attaques soient fortement liées à l'abondance du cerf de Virginie, nous avons dû être prudents avec les conclusions sur le risque parce que les données sur le nombre de chiens qui peuvent être attaqués par les loups sont incomplètes. La densité des résidences humaines est plus élevée dans les territoires de loups situés dans les régions où le cerf de Virginie est abondant, et par conséquent, les chiens sont très probablement moins abondants en dehors de l'aire de distribution de ce cerf. Malheureusement, le registre officiel des dommages lancé en 2010 ne permettait pas de savoir si l'attaque avait eu lieu dans des cours de maison ou dans des situations de chasse. Pour avoir une idée de la fréquence à laquelle les loups tuent des chiens uniquement dans les cours des maisons dans une situation où ils dépendent d'une

population d'élans à faible densité pour se nourrir (Gade-Jørgensen et Stagegaard 2000 ; Kojola et Kuittinen 2002), nous avons exploré les données enregistrées en Carélie du Nord entre 1998 et 2009 par l'Agence Finlandaise de la faune (J. Kuittinen, non publié). Dans 30 cas (26%), les loups ont tué un chien dans la cour d'une maison. Rapporté au nombre de meutes de loups en Carélie du Nord (cf. Kojola et al. 2014), le nombre moyen de chiens tués dans les cours de maisons est de 0,61. Le ratio moyen annuel cas/meutes qui prend en compte tous les cas dans le sud-ouest de la Finlande au cours de la période 2017-2022, indépendamment du fait qu'ils se soient produits dans des cours de maison ou dans des situations de chasse, était de 0,39 (I. Kojola, non publié). Bien que les pratiques dans l'exécution de la chasse puissent différer selon les régions, nous n'avons pas de raison de suggérer que l'utilisation plus faible des chiens de chasse pourrait expliquer pourquoi beaucoup moins de chiens ont été tués par des loups au sein des territoires de loups du sud-ouest où le cerf de Virginie était abondant parce que l'utilisation des chiens de chasse diffère selon l'espèce cible, mais probablement beaucoup moins selon la région. Les paysages dans les territoires de loups du sud-ouest sont les plus fragmentés par les terres agricoles et les routes très fréquentées (Kaarinen et al. 2015). La fragmentation peut faciliter la localisation des loups en hiver, mais d'un autre côté, le réseau dense de routes forestières qui prévaut dans l'est de la Finlande et que les loups utilisent couramment comme voies de déplacement (Gurarie et al. 2011) favorise probablement la détection des traces de loups.

Nous nous sommes concentrés sur les pertes survenues à l'intérieur des territoires des loups. Les loups errants peuvent cependant être plus motivés pour tuer des chiens que les loups territoriaux. La proportion de chiens tués en dehors des territoires de loups délimités était de 42%. Nous n'avons pas de données sur la proportion de vagabonds en automne, mais leur proportion dans les populations de loups est de 10-20% sans spécification de saison (Fuller et al. 2003).

Nos résultats montrent que le risque de perdre le chien au profit des loups est influencé par une proie abondante, le cerf de Virginie. Ce schéma pourrait s'expliquer par une compétition interférentielle qui augmente la motivation des loups à éliminer les chiens sur leur territoire. Les attaques sur les chiens ont lieu près des limites du territoire beaucoup plus souvent que prévu sur la base de la position des loups territoriaux munis de colliers GPS (Tikkunen et Kojola 2019). Un tel schéma spatial correspond à une explication selon laquelle la compétition intragilde est une motivation importante pour les loups de tuer des chiens. Quelle que soit la raison principale (compétition, prédation), le fait que l'élan soit la seule proie importante pourrait entraîner un risque plus élevé d'attaques.

Une approche holistique de la gestion de la faune sauvage qui englobe les chaînes alimentaires et les interactions entre les espèces peut limiter les dommages que les grands carnivores causent aux animaux domestiques (Meriggi et al. 1996 ; Cervasi et al. 2014 ; Khorozyan et al. 2015 ; Janeiro-Oteroa et al. 2020). Actuellement, les fortes densités d'ongulés causent des dommages considérables à la sylviculture et à l'agriculture dans de nombreux endroits en Europe (Valente et al. 2015), mais en même temps, les effets positifs de leur abondance sur la viabilité des populations de grands carnivores sont évidents (Chapron et al. 2014).

Nos résultats fournissent un exemple de la manière dont une forte densité de cerfs peut influencer le risque que les loups attaquent les chiens domestiques. La relation négative entre

la densité de cerfs et le nombre de chiens tués par les loups pourrait ne pas se vérifier uniquement dans notre système d'étude. Les années où les populations de chevreuils et de sangliers (*Sus scrofa*) sont en baisse, le risque que les loups attaquent les chiens dans les cours des maisons s'est avéré élevé en Estonie (Kojola et al. 2022).

Implications en termes de gestion

Il est à noter qu'une forte densité de cerfs pourrait réduire les attaques de loups sur les chiens. L'applicabilité globale pourrait toutefois rester limitée car l'espèce clé de notre système d'étude, le cerf de Virginie, est une espèce exotique dont les fortes densités actuelles sont en grande partie dues à l'alimentation hivernale des chasseurs. À sa densité actuelle, il coûte cher à la société en raison des dégâts causés à la sylviculture et à l'agriculture et parce qu'il est impliqué chaque année dans plus de 6 000 collisions routières (Statistics Finland 2022).

La diminution du risque d'attaques de chiens par les loups dans les régions de Finlande orientale où la population de proies est monospécifique serait probablement un élément clé de l'atténuation des conflits entre les loups et les chasseurs. Des densités d'élan plus élevées, qui pourraient être obtenues en diminuant les prélèvements de la population d'élan par la chasse, augmenteraient en revanche les risques de collisions routières et les dommages causés par l'abrutissement à la forêt.