

Prévision de l'apparition de territoires de loups en Scandinavie

Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8369

Predicting occurrence of wolf territories in Scandinavia

J. Karlsson¹, H. Brøseth², H. Sand¹ & H. Andrén¹

¹ Grimsö Wildlife Research Station, Department of Conservation Biology, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden
² Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim, Norway

Résumé

Nous avons utilisé la régression logistique pour comparer un ensemble de caractéristiques de l'habitat à l'intérieur des territoires connus du loup Scandinave *Canis lupus* avec les mêmes caractéristiques de l'habitat dans des zones situées en dehors des territoires connus, mais suffisamment proches pour être accessibles à la colonisation par les loups. **En outre**, nous avons analysé les changements dans les variables de l'habitat au fil du temps à l'intérieur des territoires des loups. Les territoires des loups présentaient une densité de routes, de zones bâties et de terres ouvertes inférieure à celle des zones situées en dehors des territoires des loups, mais il n'y avait aucune différence dans la densité de la principale proie des loups, l'élan *Alces alces*. Le modèle de régression logistique a classé 79% de la Scandinavie en dehors de la zone d'élevage des rennes comme habitat approprié pour les loups, c'est-à-dire avec une probabilité de présence de loups $> 0,5$. **La proportion de zones bâties au sein du territoire des loups a diminué à mesure que les « frontières » du territoire des loups ont changé au fil du temps.** Notre modèle avait un pouvoir prédictif raisonnablement élevé, avec une classification correcte dans 90% (18 sur 20) des territoires de loups observés dans la zone d'étude. Les polygones, répartis de manière aléatoire en dehors des territoires de loups observés, ont été correctement classés comme n'étant pas occupés par des loups dans 85% des cas (17 sur 20). Cela permet une utilisation plus efficace des ressources, par exemple pour prévenir les attaques de loups sur le bétail et les chiens.

Mots-clés : *Canis lupus* ; fragmentation de l'habitat ; adéquation de l'habitat ; impact humain ; conflits entre l'homme et la faune sauvage ; écologie du loup.

INTRODUCTION

Une difficulté majeure dans la gestion de toute espèce réside dans la capacité à distinguer correctement les habitats appropriés des habitats inappropriés (Shriner, Simmons & Farnsworth, 2002). L'identification de **variables** facilement disponibles sur de vastes zones et corrélées à la présence d'espèces est essentielle à une gestion efficace (Simberloff, 1988). L'utilité d'un **modèle d'adéquation** des habitats augmente, mais sa précision diminue à mesure que les prédictions du modèle deviennent plus générales et donc applicables à toute une série de contextes écologiques (Rodriguez & Andrén, 1999). L'inconvénient d'une précision réduite doit être mis en balance avec le potentiel d'application générale d'un modèle.

De nombreux pays d'Europe ainsi que certains États des États-Unis comptent des populations de loups *Canis lupus* dont le nombre augmente et l'aire de répartition s'étend (Boitani, 2003). Dans une région comme la Scandinavie, où la population de loups est petite

mais en croissance, les décisions de gestion cruciales pour la conservation des loups sont prises dès les premières étapes de la recolonisation par les loups. Les connaissances, les modèles et les prévisions provenant d'autres parties du monde auront donc plus d'influence à un stade où les décisions de gestion ont le plus grand potentiel d'influencer le succès de la conservation. Il est utile pour les gestionnaires non seulement d'acquérir des connaissances sur les facteurs qui influent sur les efforts de conservation et les modèles prédisant les effets dans d'autres parties du monde, mais aussi d'obtenir des données sur la mesure dans laquelle les connaissances, les modèles et les prévisions peuvent ou non être appliqués dans des régions ou des pays autres que ceux où ils ont été produits.

En revanche, la densité des proies a souvent été une variable insignifiante dans la modélisation de l'adéquation de l'habitat, probablement parce que la densité des proies sauvages était suffisamment élevée dans la plupart des zones étudiées (Thiel, 1985 ; Mech et al., 1988 ; Thurber et al., 1994 ; Fritts & Carbyn, 1995 ; Mladenoff et al., 1995 ; Harrison & Chapin, 1998 ; Mladenoff, Sickley & Wydewen, 1999). **Plusieurs études sur la colonisation et l'utilisation de l'habitat par les loups en Amérique du Nord ont montré que la mortalité et les perturbations liées à l'activité humaine étaient les principaux facteurs affectant la répartition des loups** (Thiel, 1985 ; Mech et al., 1988 ; Thurber et al., 1994 ; Fritts & Carbyn, 1995 ; Mladenoff et al., 1995, 1999 ; Harrison & Chapin, 1998). En Italie, **cependant**, où le bétail était peut-être la seule proie disponible sur de vastes territoires, l'abondance des proies sauvages a pu être un facteur important pour la colonisation par les loups (Massolo & Meriggi, 1998).

En Scandinavie (Norvège et Suède), la population de loups a fortement diminué au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, laissant moins de 10 individus au moment de leur protection, en 1966 en Suède et en 1972 en Norvège (Haglund, 1968). Au cours des années 1970 et 1980, le nombre d'observations de loups a augmenté dans le centre-sud de la Scandinavie (Wabakken et al., 2001). En 1983, la **première** reproduction de loups après la mise en place de la protection a été confirmée. **Depuis 1983, des reproductions de loups ont eu lieu chaque année dans le centre-sud de la Scandinavie, avec une augmentation annuelle de la population de loups d'environ 20% au cours des années 1990** (Wabakken et al., 2001). En 2003, le nombre de couples reproducteurs de loups en Scandinavie était de 11, et la population totale de loups au printemps 2004 était de 101 à 120 individus (Aronson et al., 2004).

On estime que les loups tuent chaque année entre 300 et 600 moutons et entre 15 et 20 chiens (Direction de la gestion de la nature, 2004 ; Centre Suédois pour les dommages causés par la faune sauvage, 2004). Dans la zone où les loups sont actuellement présents, les attaques contre les chiens sont l'une des principales causes de conflits avec les humains. Une autre source importante de conflit est la peur des loups chez les humains. **Une enquête d'opinion a montré que plus de 30% des Scandinaves ont exprimé leur crainte de voir des loups dans la région où ils vivent** (Dahle, 1987 ; Ericsson & Heberlein, 2003), alors que les attaques contre les moutons et la concurrence pour le gibier, comme l'élan *Alces alces* et le chevreuil *Capreolus capreolus*, étaient moins importantes (Ericsson & Heberlein, 2003).

Les prédateurs des loups sur le bétail et les chiens ont donné lieu à la mise en place de programmes gouvernementaux visant à indemniser les dommages et à subventionner les mesures préventives. Les éleveurs sont indemnisés par le gouvernement pour tous les

animaux tués par les loups. L'indemnisation est généralement bien supérieure à la valeur marchande des animaux tués ou blessés. Des subventions pour les mesures préventives (principalement des clôtures électriques) sont offertes à tous les éleveurs de moutons dans les territoires où vivent des loups.

Les objectifs de cette étude étaient de tester la capacité prédictive d'un modèle d'habitat du loup du Wisconsin (Mladenoff et al., 1995, 1999) dans les conditions Scandinaves et d'utiliser les données de terrain d'une enquête d'information géographique (SIG) pour déterminer quelles variables d'habitat sont les prédicteurs les plus importants de la présence du territoire du loup en Scandinavie. Dans ce cadre, nous souhaitions également savoir comment la proportion des variables importantes de l'habitat évolue à mesure que les frontières du territoire des loups changent d'une année à l'autre.

METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude était située dans le centre-sud de la Scandinavie, entre 54° et 75° de latitude nord et 27° et 14° de longitude est, délimitée par un polygone convexe minimal (MCP) couvrant tous les territoires connus du loup en Scandinavie entre 1997 et 2001 (Fig. 1). La superficie totale était de 83 000 km² avec une altitude comprise entre 50 et 1 000 m au-dessus du niveau de la mer. Cette zone bénéficie, pour la Scandinavie, d'un climat continental avec des températures moyennes de 15°C en juillet et d'environ -7°C en janvier (Institut Suédois de météorologie et d'hydrologie). De décembre à mars, le sol est généralement recouvert d'une couche de neige plus ou moins épaisse (20 à 50 cm). La majeure partie de la zone est couverte de forêts boréales de conifères, dominées par l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), parfois mélangées à des bouleaux (*Betula pendula* et *Betula pubescens*), des trembles (*Populus tremula*) et des aulnes (*Alnus incana* et *Alnus glutinosa*).

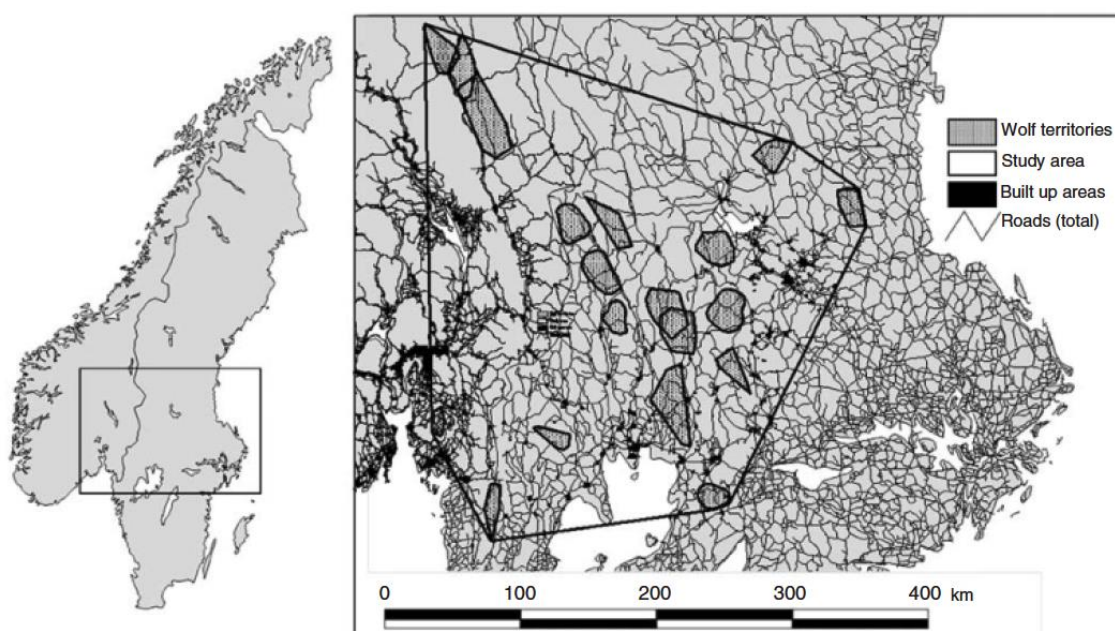


Figure 1. La péninsule Scandinave avec notre zone d'étude (encadré). Les territoires du loup *Canis lupus*, les routes et les zones urbanisées sont indiqués sur la carte

La région se caractérise par une exploitation forestière **intensive** avec des coupes à blanc et des zones de jeunes forêts. **L'exploitation forestière intensive a conduit à une forte densité de routes forestières**. La densité de population humaine varie considérablement, mais est en moyenne inférieure à 1 personne par km² (Wabakken et al., 2001). Les espèces proies potentielles dans la région sont l'élan, le chevreuil, le cerf élaphe *Cervus elaphus*, le blaireau *Meles meles*, le castor *Castor fiber*, le lièvre variable *Lepus timidus*, le grand tétras *Tetrao urogallus* et le tétras lyre *Tetrao tetrix* (Olsson et al., 1997). Les autres grands et moyens prédateurs présents dans la zone étudiée sont le lynx *Lynx lynx*, l'ours brun *Ursus arctos* et le renard roux *Vulpes vulpes*.

À l'heure actuelle, il n'y a pas de territoires de loups dans la zone d'élevage de rennes, qui couvre les 30% nord de la Scandinavie. Étant donné les nombreuses différences qui existent, par exemple, entre les espèces et les densités de proies ainsi que l'utilisation des terres par l'homme dans la zone d'élevage de rennes par rapport au reste de la Scandinavie, nous avons choisi de ne pas extrapoler nos résultats à cette partie de la Scandinavie.

Territoires des loups

Pour huit territoires sans loups équipés de colliers émetteurs, les limites du territoire ont été définies à partir de l'observation des marques olfactives laissées par les loups lors du pistage dans la neige ; les différentes meutes ont été distinguées grâce au pistage simultané dans la neige et à l'analyse de l'ADN des excréments. Pour chacun des 12 territoires avec des loups équipés de colliers émetteurs, le territoire a été défini comme un MCP sur 90% des positions non corrélées (> 3 jours entre chacune). **La taille moyenne des MCPs des territoires des loups scandinaves était de 1 000 km² (fourchette : 300-2 000 km²). Il n'y avait pas de différence significative entre la taille moyenne des territoires des loups équipés d'un collier émetteur et celle des huit territoires sans loups équipés d'un collier émetteur.** (Mann-Whitney U, $n = 12$, $12 = 8$, $Z = -1,60$, $P = 0,11$). Une extension ArcView a été créée pour redistribuer de manière aléatoire les 20 polygones de territoires de loups observés sur la zone d'étude. Les polygones pouvaient être pivotés, mais ne pouvaient pas être placés à moins de 10 km d'un territoire de loups observé, afin de minimiser les effets des erreurs potentielles commises lors de la détermination des limites des territoires (Mladenoff et al., 1995). Les **conseils d'administration des comtés** sont chargés de trouver tous les nouveaux territoires de loups et de déterminer leur taille et leur répartition approximatives. Chaque conseil d'administration du comté dispose de personnel de terrain qui parcourt les transects en voiture et en motoneige pendant l'hiver. **En été**, les observations de loups et l'ADN provenant des excréments sont utilisés pour trouver les territoires nouvellement formés. Compte tenu de la taille et de la répartition limitées de la population de loups Scandinaves et de la forte densité des routes locales, il est très improbable que de nouveaux territoires de loups se forment sans être détectés. **Ainsi**, les polygones répartis de manière aléatoire peuvent être considérés comme de véritables absences. Afin d'évaluer les changements dans la proportion des variables d'habitat dans les territoires des loups au fil du temps (car le MCP des territoires des loups change souvent quelque peu d'une année à l'autre), la composition de l'habitat au cours de la première année d'occupation a été comparée à celle de la dernière année d'occupation des loups dans les territoires. L'intervalle entre la première et la dernière année comparées était de 1 à 3 ans. Pour que cette comparaison puisse être effectuée, il fallait disposer d'au moins 25 points de repère télémétriques indépendants pour la première et la dernière année des territoires, respectivement.

Pour obtenir une estimation approximative de la mortalité des loups dans les différents territoires, nous avons utilisé le nombre d'individus présents dans chaque territoire au cours du premier hiver après la reproduction. Le nombre de loups dans chaque territoire correspondait au nombre minimum de loups recensés dans le territoire concerné chaque saison, principalement à partir du pistage dans la neige, mais aussi à partir d'observations directes effectuées par le personnel de terrain (Aronson et al., 1999, 2000, 2001, 2002). Une proportion plus faible d'une variable d'habitat dans les territoires des loups par rapport aux zones situées en dehors de ces territoires peut être due soit à l'évitement par les loups, soit à une corrélation positive entre la variable d'habitat et la mortalité des loups. Nous avons donc testé le degré de corrélation entre les différentes variables d'habitat et le nombre de loups en hiver après la première reproduction.

Variables de l'habitat

Le choix des variables de l'habitat dans cette étude s'est appuyé sur des études antérieures, principalement menées en Amérique du Nord, car l'un de nos objectifs était d'évaluer la capacité prédictive d'un modèle d'habitat du Wisconsin en Scandinavie. Le nombre moyen d'élans abattus par 10 km² (c'est-à-dire le nombre d'élans chassés) dans les districts de chasse respectifs pour les années 1998, 1999 et 2000 a été utilisé comme indice de la **densité** d'élans dans chaque district de chasse (conseils administratifs des comtés, données non publiées). Cederlund & Markgren (1987) (Ericsson & Wallin, 1999) ont montré que le nombre d'élans abattus était fortement corrélé à la densité d'élans en Suède. Comme les territoires des loups chevauchent souvent plusieurs districts de chasse, les données relatives au nombre d'élans abattus dans chaque district chevauchant ont été pondérées en fonction de leur proportion par rapport à la superficie totale du territoire des loups.

Nous avons divisé les types de terrains en trois catégories différentes : les terrains boisés, les terrains ouverts et les zones bâties. Nous n'avons utilisé que les deux dernières dans l'analyse, car tout le reste est constitué de forêts. Les données relatives aux terrains ouverts et aux zones bâties (proportion du territoire des loups) ont été obtenues auprès des services cartographiques gouvernementaux de Suède et de Norvège à l'échelle 1:100 000. Les terres ouvertes étaient presque exclusivement des terres agricoles, mais une petite partie était constituée de gravières, de terrains de golf, etc. La définition des zones bâties était celle utilisée par Statistics Sweden (2000), selon laquelle une zone bâtie est une zone comptant plus de 200 habitants et moins de 200 m entre les bâtiments. Les routes (km de route par km² de territoire occupé par les loups) ont été divisées en trois catégories différentes : routes nationales, routes régionales et routes locales. Les routes nationales et régionales sont toujours asphaltées, contrairement aux routes locales. L'intensité du trafic, exprimée en nombre moyen de véhicules par jour, était supérieure à 1 000 pour les routes nationales, supérieure à 500 pour les routes régionales et inférieure à 500 pour les routes locales (base de données de l'administration nationale des routes suédoises, 2006). Pour l'analyse SIG, nous avons utilisé ArcView 3.2.

Test d'un modèle d'habitat du Wisconsin

Nous avons testé le modèle de régression logistique du nord du Wisconsin [$\text{logit}(p) = -6,5988 + 14,6189 \times \text{densité routière}$; Mladenoff et al., 1995, 1999] sur nos données relatives à la répartition du territoire des loups en Scandinavie. La densité routière estimée pour le nord du Wisconsin était basée sur les routes utilisées par les voitures, à l'exclusion des routes

forestières ou des sentiers non aménagés. Afin de corriger les différences possibles dans la classification des routes entre le Wisconsin et la Scandinavie, nous avons utilisé la combinaison des routes nationales et régionales ainsi que la densité routière totale (routes nationales, régionales et locales). Si le modèle renvoyait une valeur $P > 0,5$ pour un territoire de loups, il était considéré comme une prédiction correcte ; si le modèle renvoyait une valeur $P < 0,5$ pour un polygone aléatoire, il était considéré comme une prédiction correcte.

Analyse de régression logistique

La différence entre les territoires de loups et les polygones distribués aléatoirement a été analysée à l'aide d'une régression logistique. Les variables qui ont ajouté de manière significative ($P < 0,05$) au modèle ont été incluses dans le modèle (sélection par étapes ascendantes). Nous avons limité le nombre de variables dans le modèle à deux, en raison de la petite taille de l'échantillon (n total = 40). Le seuil de probabilité a été fixé à la valeur où les graphiques des caractéristiques de fonctionnement du récepteur (ROC) indiquaient la plus forte proportion de prédictions correctes (Pearce et al., 2002).

RESULTATS

Test du modèle du Wisconsin

En utilisant un seuil de $P = 0,50$, le modèle du Wisconsin prédisait que les territoires de loups étaient plus susceptibles d'apparaître dans les zones où la densité routière était inférieure à $0,45 \text{ km}^2$. Le modèle a correctement prédit $n = 20$ des 20 territoires de loups Scandinaves, mais un seul polygone aléatoire a été correctement prédit. La probabilité moyenne d'un territoire de loups était de $0,97 (\pm 0,0078\text{SE})$ pour les territoires de loups Scandinaves et de $0,89 (\pm 0,047\text{SE})$; Mann-Whitney, $nZ = -4,53$, $P < 0,001$ pour les polygones aléatoires lorsque la densité routière totale (routes nationales, régionales et locales) était utilisée comme estimation de la densité routière.

Tableau 1. Moyenne et fourchette, entre parenthèses, pour les différentes variables d'habitat dans les territoires du loup Scandinave *Canis lupus* et les polygones distribués aléatoirement

Variable	Wolf territories	Random polygons
National road density (km km^{-2})	0.004 (0–0.05)	0.02 (0–0.11)
Regional road density (km km^{-2})	0.03 (0–0.25)	0.072 (0–0.49)
Local road density (km km^{-2})	0.10 (0.006–0.19)	0.2 (0.03–0.30)
Total road density (km km^{-2})	0.15 (0.03–0.34)	0.31 (0.14–0.65)
Built-up area (proportion)	0.0006 (0–0.005)	0.02 (0–0.08)
Open land (proportion)	0.07 (0.0007–0.11)	0.12 (0.02–0.58)
Forest land (proportion)	0.98 (0.91–0.99)	0.87 (0.41–0.99)
Elk hunting bag ($n/10 \text{ km}^2$)	3.97 (1.36–6.24)	3.84 (2.60–4.47)

Variables d'habitat en Scandinavie

Toutes les variables foncières et routières que nous avons testées étaient plus faibles (et donc la couverture forestière était plus élevée) dans les territoires de loups par rapport aux polygones distribués aléatoirement (Tableau 1), mais les niveaux de chasse à l'élan étaient similaires. La proportion de terres ouvertes dans le territoire des loups était la meilleure variable unique pour décrire la présence de territoires de loups, suivie par la densité routière locale, la densité routière totale et les zones bâties (Tableau 2). Cependant, plusieurs variables étaient corrélées entre elles, en particulier celles décrivant l'activité humaine, telles

que les terres ouvertes, les routes régionales et locales (Tableau 3). Dans une régression logistique multiple, seule la densité routière locale s'est ajoutée de manière significative aux terres ouvertes (Tableau 4). Nous avons sélectionné le modèle avec les terres ouvertes et la densité routière locale : $\text{Logit}(p) = 6,22 - 47,69 \times \text{terres ouvertes} - 25,09 \times \text{densité routière locale}$ (test du rapport de vraisemblance logarithmique $G = 33,66$, d.f. = 2, $P < 0,001$).

Tableau 2. Modèles de régression logistique avec une seule variable prédisant la probabilité d'un territoire de loups *Canis lupus* dans une zone

Variable	Regression coefficient	SE	P value	Log likelihood	AUC value
Open land	−53.53	16.09	0.001	−14.12	0.93
Local roads	−27.61	9.93	0.005	−14.23	0.88
Total road density	−20.29	6.99	0.004	−14.39	0.87
Built-up area density	−495.65	253.35	0.050	−14.21	0.84
National roads	−50.48	24.16	0.037	−18.18	0.76
Elk hunting bag	+ 0.79	0.54	0.14	−20.94	0.66
Regional roads	−5.87	10.04	0.558	−22.00	0.59

Twenty observed wolf territories were compared with 20 randomly distributed polygons.

Tableau 3. Matrice de corrélation (r de Pearson) entre les variables d'habitat utilisées dans l'analyse

Variable	Proportion of open land	Proportion of built- up area	National roads	Regional roads	Local roads	Total roads
Proportion built-up area	0.10					
National road density	0.12	0.15				
Regional road density	0.32	0.20	−0.21			
Local road density	0.41	0.23	0.41	0.08		
Total road density	0.41	0.29	0.52	0.35	0.92	
Elk hunting bag	−0.05	−0.13	−0.08	−0.08	−0.25	−0.18

Tableau 4. Performances de différents modèles de régression logistique pour prédire la présence de territoires de loups *Canis lupus* en Scandinavie

Model no.	Variable(s)	Log likelihood	AICc value	ΔAICc value	AUC value	P value	Partial P value
1	Open land + local roads + built-up areas	−8.73	24.96		0.99	< 0.001	0.01 0.04 0.10
2	Open land + local roads	−10.89	26.48	1.52	0.95	< 0.001	< 0.001 0.01
3	Open land	−14.12	30.46	3.98	0.92	< 0.001	

Le graphique ROC suggérait un seuil de probabilité de 0,5. Le modèle a correctement classé 85,0% (17 sur 20) des polygones observés distribués aléatoirement comme n'étant pas occupés par des loups et 90,0% (18 sur 20) des territoires de loups observés, lorsqu'il a été testé avec une procédure jackknife et en utilisant 0,5 comme seuil, ce qui donne un taux de classification correct total de 87,5% (35 sur 40 ; Fig. 2). Le modèle a prédit que 79% de la Scandinavie en dehors de la zone d'élevage de rennes avait une probabilité supérieure à 0,50 d'avoir un territoire de loups (Fig. 3). Cela correspond à une superficie de 660 000 km².

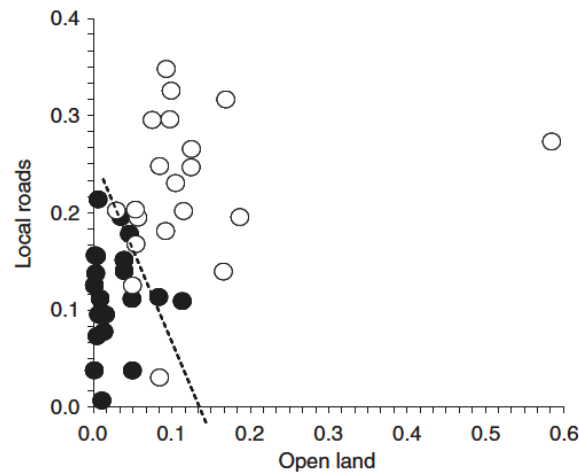


Figure 2. Territoires du loup *Canis lupus* (●) et polygones distribués aléatoirement (○) en fonction de la proportion de terres ouvertes et de la densité routière locale (km/km²) au sein des territoires. La ligne indique le seuil de $P = 0,50$ selon le modèle d'habitat (Tableau 4)

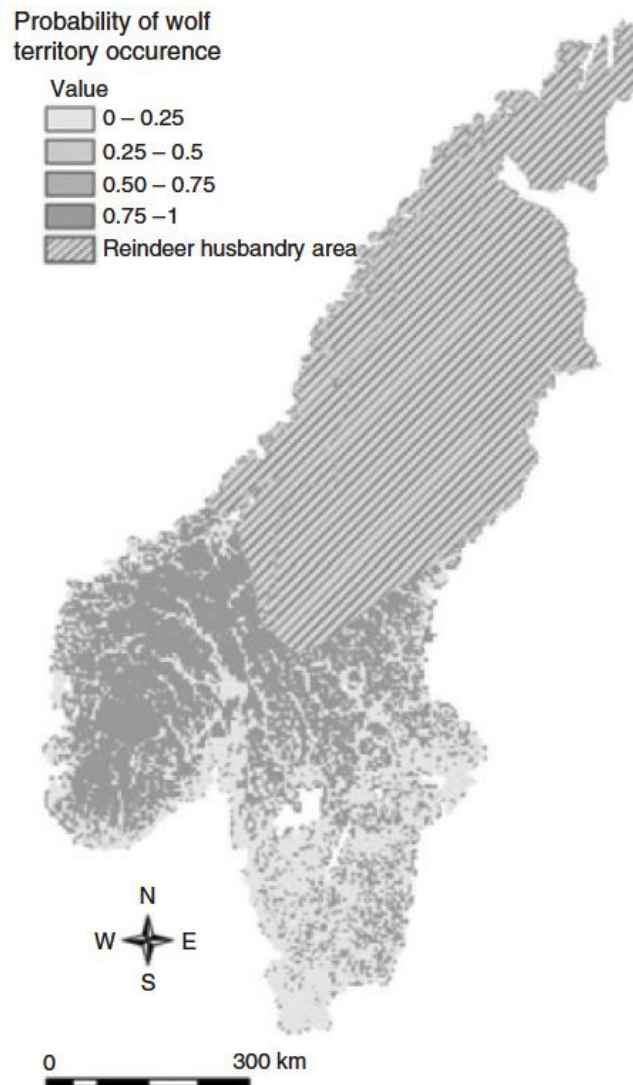


Figure 3. Carte de la Scandinavie indiquant la probabilité d'occurrence du loup *Canis lupus* dans quatre classes différentes selon le modèle : $\text{logit}(p) = 6,22 - 47,69 \times \text{terrain découvert} + 25,09 \times \text{densité des routes locales}$ (test du rapport de vraisemblance logarithmique $G = 33,66$, d.f. = 2, $P < 0,001$). Dans le nord de la Scandinavie, la zone d'élevage des rennes n'est pas prise en compte dans les prévisions, car le terrain et la gestion des loups et de leurs proies y sont très différents de ceux du centre-sud de la Scandinavie

Changements de l'habitat au sein des territoires de loups au fil du temps

On a observé une **diminution** significative de la proportion de zones bâties au fil des ans au sein des territoires de loups (test de Wilcoxon, $Z = 2,54$, $n = 10$, $P = 0,018$). **Aucun** changement significatif n'a été observé au fil des ans pour les terres ouvertes (test de Wilcoxon, $Z = 1,82$, $n = 8$, $P = 0,20$) et la densité des routes locales (test de Wilcoxon, $Z = 0,66$, $n = 10$, $P = 0,50$). Les données sur les prises de chasse à l'élan n'étaient pas disponibles pour cette analyse.

Variables relatives à l'habitat et nombre moyen de loups dans chaque territoire

Le nombre de loups dans le territoire au cours de la première année suivant la reproduction a montré une tendance à être négativement corrélé à la proportion de zones bâties (classement de Spearman, $r_s = -0,40$, $n = 19$, $P = 0,09$). **Cependant**, le nombre de loups dans le territoire au cours de la première année suivant la reproduction n'était pas significativement corrélé à la densité des routes locales (classement de Spearman, $r_s = 0,23$, $n = 19$, $P = 0,34$), des routes nationales ($r_s = -0,06$, $n = 19$, $P = 0,80$), des routes régionales ($r_s = -0,08$, $n = 19$, $P = 0,74$), des terrains ouverts ($r_s = -0,16$, $n = 19$, $P = 0,61$) ou des prises de chasse à l'élan ($r_s = -0,43$, $n = 19$, $P = 0,07$).

DISCUSSION

Le modèle développé dans le nord du Wisconsin (Mladenoff et al., 1995, 1999) pour prédire la présence d'un territoire de loups dans une région s'est révélé être un bon indicateur de la présence, **mais pas** de l'absence, de territoires de loups en Scandinavie. La raison principale semble être que le modèle du Wisconsin sous-estime les effets négatifs des routes sur la présence des loups en Scandinavie, car il prédit à la fois les territoires de loups observés et les polygones aléatoires sans loups comme habitats propices à la colonisation. Cela s'explique probablement par le fait que la densité routière dans les zones sans meute du Wisconsin est environ trois fois plus élevée que dans les zones sans meute de Scandinavie, alors que la densité routière à l'intérieur des territoires de loups en Scandinavie et au Wisconsin diffère beaucoup moins. Dans le Wisconsin, 14 territoires de loups d'une taille moyenne de 166 km² couvraient 4% de la zone d'étude. En Scandinavie, les 20 territoires d'une taille moyenne de 1 000 km² couvraient 24% de la zone d'étude. La différence entre les deux modèles n'est donc probablement pas due au fait que les loups du Wisconsin sont davantage contraints de coloniser des habitats de moindre qualité (secondaires).

Cependant, le modèle de Mladenoff et al. (1995, 1999) a donné une probabilité significativement plus élevée de présence de loups pour les territoires de loups que pour les polygones aléatoires en Scandinavie. **Ce résultat implique qu'un modèle pour une population de loups dans un autre contexte peut toujours indiquer des zones potentielles de colonisation par les loups.**

Comme l'élan est la principale proie des loups dans notre zone d'étude (Olsson et al., 1997 ; Sand et al., 2005), la densité des élans a d'abord été considérée comme une variable potentiellement importante. **Cependant, la densité des élans n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de loups dans cette étude.** Cela s'explique probablement par le fait que la densité des élans était généralement élevée dans la zone d'étude. La densité moyenne des élans était supérieure à 1 élan/km², ce qui est supérieur à la densité de proies à laquelle les loups réagissent numériquement (Fuller, 1989 ; Messier, 1994 ; Peterson et al., 1998).

Dans l'analyse de régression logistique par étapes sur les données Scandinaves, la proportion de terres ouvertes et la densité des routes locales étaient deux variables significatives expliquant la différence entre les territoires réels des loups et les polygones aléatoires (Tableau 4). Les variables décrivant les routes, les zones bâties et les terres ouvertes sont principalement des indicateurs de l'intensité de l'activité humaine. Les variables les plus importantes pour la probabilité d'occurrence d'un territoire de loups sont clairement celles associées à l'activité humaine. Les loups évitent les zones à forte activité humaine ou souffrent d'une mortalité plus élevée dans ces zones par rapport aux zones à faible activité humaine.

Les terrains ouverts sont probablement un meilleur indicateur de l'activité humaine que les routes et les zones bâties, car ils peuvent également indiquer l'ampleur de l'activité humaine dans une zone ainsi que la répartition spatiale de cette activité. D'autres études ont montré que les routes semblent simplement servir d'indicateurs de la mortalité liée à l'activité humaine, soit par mortalité directe due aux collisions avec des voitures, soit par mortalité indirecte due à l'abattage légal d'individus problématiques, à l'abattage illégal (braconnage ou empoisonnement) et aux maladies (Thiel, 1985 ; Mech et al., 1988 ; Mladenoff et al., 1995).

La proportion de zones bâties dans les territoires des loups a considérablement diminué au fil des ans, à mesure que les limites spécifiques à chaque territoire ont changé. Au cours de la même période, la proportion de terres ouvertes et de routes dans les territoires n'a pas changé de manière significative. Une explication plausible à cela est que, bien que les zones bâties puissent se trouver dans le MCP construit au cours de la première année de colonisation, les loups évitent généralement les zones bâties une fois qu'ils savent où elles se trouvent.

Il n'y avait pas de corrélation significative entre la densité des routes locales et la taille des meutes. Les zones urbanisées, **cependant**, avaient tendance à être corrélées à la taille des meutes en hiver. La mortalité est probablement l'explication la plus plausible pour expliquer pourquoi il y a moins d'individus dans les meutes de loups vivant dans des territoires avec une proportion relativement élevée de zones urbanisées par rapport aux meutes de loups de la même région de Scandinavie, mais avec une proportion plus faible de zones urbanisées. La mortalité directe due aux collisions avec des voitures et des trains était mineure, représentant environ 6% de la mortalité parmi 32 loups Scandinaves équipés d'un collier émetteur et morts ou présumés morts entre 1998 et 2003 (Linder-Olsen, 2003). Les maladies (principalement la gale) et les loups tués légalement représentaient respectivement 19% et 3% de la mortalité totale dans la même étude (Linder-Olsen, 2003).

Les données préliminaires provenant des loups équipés d'un collier émetteur confirment que les abattages illégaux sont l'une des principales causes de mortalité chez les loups Scandinaves (O. Liberg, comm. pers.). Ce qui est également avéré pour les loups et d'autres grands carnivores dans d'autres pays (Thiel, 1985 ; Mech et al., 1988 ; Mladenoff et al., 1995 ; Mace & Waller, 1996 ; Sunde, Snore & Kvam, 1998 ; Andrén et al., 2006). Les zones que les loups préfèrent coloniser ne sont pas nécessairement propices à la colonisation, car divers facteurs de mortalité peuvent y être élevés (Delibes, Gaona & Ferreras, 2001). Dans les territoires où la proportion de zones urbanisées est plus élevée, le risque d'impact humain est plus

important et, combiné à une forte densité de routes locales, il existe également un vecteur permettant de concrétiser ce risque.

L'objectif actuel de gestion des loups est de 20 reproductions annuelles en Suède et de trois reproductions annuelles en Norvège. Avec une taille moyenne de territoire de 1 000 km² (Johansson, 2002), les 660 000 km² qui devraient présenter une probabilité de colonisation par les loups supérieure à 0,5 sont suffisamment vastes pour accueillir environ 600 meutes de loups. La perte d'habitat approprié ne sera donc pas le principal problème auquel sera confrontée la gestion des loups en Scandinavie.

Nos résultats prédisent une probabilité plus faible d'occurrence de territoires de loups dans les zones comportant une grande proportion de terres ouvertes et de zones bâties, ainsi que des densités de routes relativement élevées. Ces variables peuvent servir d'indicateurs de l'activité humaine, et l'activité humaine peut affecter à la fois les préférences des loups en matière d'habitat et la probabilité de mortalité des loups. Le modèle utilisé dans cette étude a un pouvoir prédictif élevé, mais comme il ne tient pas compte des variables liées à la « dimension humaine », il s'agit d'une description indirecte d'un habitat approprié pour les loups en Scandinavie. Si l'attitude des humains envers les loups devient plus positive, les variables indiquant l'activité humaine pourraient ne plus être des prédicteurs utiles de la présence de territoires de loups, car le degré d'activité humaine serait alors faiblement corrélé à la mortalité des loups. Le même problème affectera probablement la plupart des modèles d'adéquation des habitats, non seulement lorsqu'il s'agit d'animaux de grande taille et controversés, mais aussi pour les espèces communes. L'intégration d'une dimension humaine en termes d'attitudes du public dans les modèles d'adéquation des habitats pourrait s'avérer être un facteur important dans les recherches futures concernant les préférences et l'adéquation des habitats.

References

- Andrén, H., Linnel, J.D.C., Liberg, O., Andersen, R., Danell, A., Karlsson, J., Odden, J., Moa, P.F., Ahlqvist, P., Kvam, T., Franzén, R. & Segerström, P. (2006). Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biol. Conserv.* **131**, 23–32.
- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. (1999). *The wolf in Scandinavia: status report of the 1998–99 winter*. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 18.
- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. (2000). *The wolf in Scandinavia: status report of the 1999–2000 winter*. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 2.
- Directorate for Nature Management. (2004). Rovdyrsdrepte tamdyr 2003. (Statistics of wildlife damages). [Available at <http://www.english.dirnat.no>]
- Ericsson, G. & Heberlein, T.A. (2003). Support for hunting as a means of wolf *Canis lupus* population control in Sweden. *Wildl. Biol.* **10**, 269–276.
- Ericsson, G. & Wallin, K. (1999). Hunter observations as an index of moose *Alces alces* population parameters. *Wildl. Biol.* **5**, 177–185.
- Fritts, S.H. & Carbyn, L.N. (1995). Population viability, nature reserves, and the outlook for gray wolf conservation in North America. *Restor. Ecol.* **3**, 26–38.
- Fuller, T.K. (1989). Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* **105**, 41.
- Haglund, B. (1968). De stora rovdjurens vintervanor II. *Viltrevy* **5**, 213–361.
- Harrison, D.J. & Chapin, T.G. (1998). Extent and connectivity of habitat for wolves in eastern North America. *Wildl. Soc. Bull.* **26**, 767–775.
- Johansson, K. (2002). *Wolf territories in Scandinavia; sizes, variability and their relation to prey density*. Thesis nr 83, Department of Conservation Biology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. Sweden.
- Linder-Olsen, M. (2003). *Causes of mortality of free-ranging gray wolves 1997–2003*. Project paper, The Norwegian School of Veterinary Science, Department of Arctic Veterinary Medicine.
- Mace, R.D. & Waller, J.S. (1996). Grizzly bear distribution

- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. (2001). *The wolf in Scandinavia: status report of the 2000–2001 winter*. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu. Högskolan i Hedmark Oppdragsrapport 1.
- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. (2002). *The wolf in Scandinavia: status report of the 2001–2002 winter*. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu. Högskolan i Hedmark Oppdragsrapport 2.
- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. (2004). *The wolf in Scandinavia: status report of the 2003–2004 winter*. Högskolan i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- och fiskeriforskningen, Oulu. Högskolan i Hedmark Oppdragsrapport 4.
- Boitani, L. (2003). Wolf conservation and recovery. In *Wolves, behavior, ecology and conservation*: 317–340. Mech, L.D. & Boitani, L. (Eds). Chicago: University of Chicago Press.
- Cederlund, G. & Markgren, G. (1987). The development of the Swedish moose population, 1970–1983. *Swedish Wildl. Res.* 1 (Suppl.), 55–62.
- Dahle, L. (1987). *Attitudes towards bears, wolverines and wolves in Norway*. Master's thesis, Agricultural University of Norway.
- Delibes, M., Gaona, P. & Ferreras, P. (2001). Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *Am. Nat.* 158, 277–285.
- Peterson, R.O., Thomas, N.J., Thurber, J.M., Vucetich, J.A. & Waite, T.A. (1998). Population limitation and the wolves of Isle Royale. *J. Mammal.* 79, 828–841.
- Rodriguez, A. & Andren, H. (1999). A comparison of Eurasian Red Squirrel distribution in different fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*. 36, 649–662.
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrén, H. & Pedersen, H.C. (2005). Using GPS-technology and GIS-cluster analyses to estimate kill rates in wolf–ungulate ecosystems. *Wildl. Soc. Bull.* 33, 914–925.
- Shriner, S.A., Simmons, T.O. & Farnsworth, G.L. (2002). A GIS-based model for wood thrush, *Hylocichla mustelina*, in Great Smoky Mountains National Park. Measuring prediction uncertainty in models of species distribution. In *Predicting species occurrences. Issues of accuracy and scale*: 529–535. Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A. & Samson, F.B. (Eds). Covelo, CA: Island Press.
- Simberloff, D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19, 472–511.
- and human conflicts within Jewel Basin hiking area, Swan Mountains, Montana. *Wildl. Soc. Bull.* 24, 461–467.
- Massolo, A. & Meriggi, A. (1998). Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines: a model of habitat suitability. *Ecography* 21, 97–102.
- Mech, L.D., Fritts, S.H., Radde, G.L. & Paul, W.J. (1988). Wolf distribution and road density in Minnesota. *Wildl. Soc. Bull.* 16, 85–87.
- Messier, F. (1994). Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75, 478–488.
- Mladenoff, D., Sickley, T.A., Haight, R.G. & Wydewen, A. (1995). A regional landscape analysis and prediction of favourable gray wolf habitat in the Northern Great Lakes region. *Conserv. Biol.* 9, 279–294.
- Mladenoff, D., Sickley, T.A. & Wydewen, A. (1999). Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data. *Ecol. Appl.* 9, 37–44.
- Olsson, O., Wirtberg, J., Andersson, M. & Wirtberg, I. (1997). Wolf (*Canis lupus*) predation on moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in south-central Scandinavia. *Wildl. Biol.* 3, 13–25.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., Ferrier, S. & McKenney, D.W. (2002). Measuring prediction uncertainty in models of species distribution. In *Predicting species occurrences. Issues of accuracy and scale*: 383–390. Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A. & Samson, F.B. (Eds). Covelo, CA: Island Press.
- Statistics Sweden. (2000). [Available at <http://www.scb.se>]
- Sunde, P., Snorre, Ø. & Kvam, T. (1998). Tolerance to humans of resting lynx *Lynx lynx* in a hunted population. *Wildl. Biol.* 4, 177–183.
- Swedish Meteorological and Hydrological Institute. [Available at <http://www.smhi.se>]
- Swedish National Road Administration database (2006). [Available at <http://www.vv.se/nvdb>]
- Swedish Wildlife Damage Centre. (2004). Viltskadestatistik 2003. (Statistics of wildlife damages). [Available at <http://www.viltskadecenter.se>]
- Thiel, R.P. (1985). The relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. *Am. Midl. Nat.* 113, 404–407.
- Thurber, J.M., Peterson, R.O., Drummer, T.R. & Thomas, S.A. (1994). Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. *Wildl. Soc. Bull.* 22, 61–68.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. (2001). The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Can. J. Zool.* 79, 710–725.