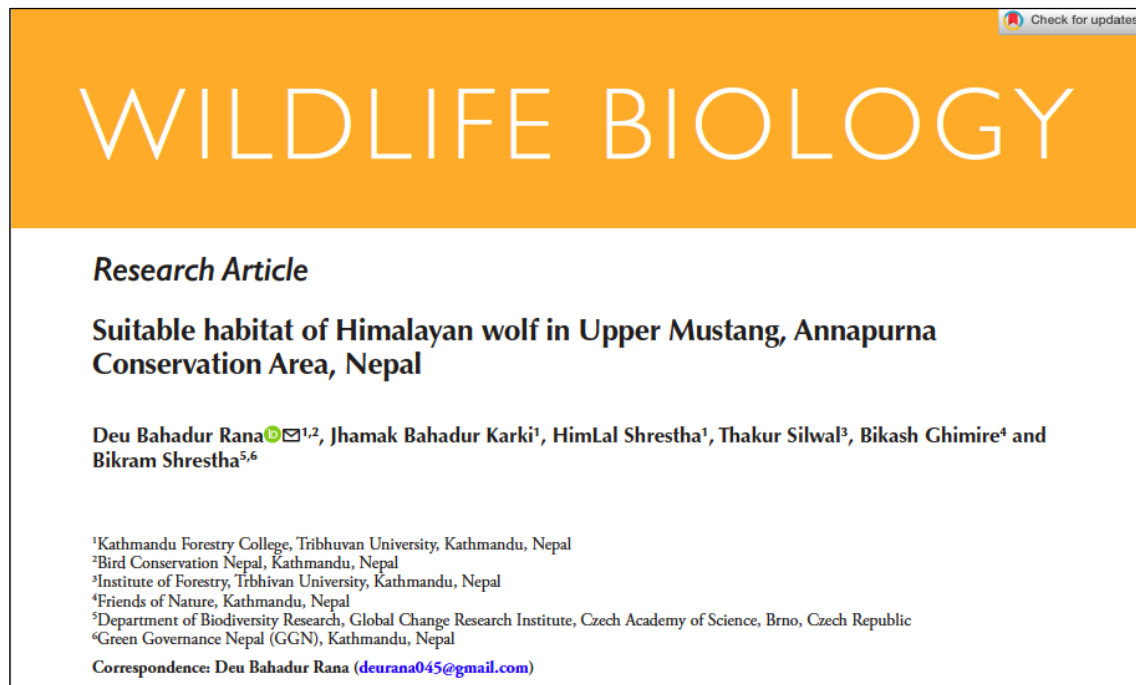


Habitat approprié du loup de l'Himalaya dans le Haut Mustang, zone de conservation de l'Annapurna, Népal



Wildlife Biology 2025: e01383 doi: 10.1002/wlb3.01383

Résumé

Il y a plusieurs décennies, le loup de l'Himalaya *Canis lupus chanco*, une sous-espèce génétiquement distincte du loup gris *Canis lupus*, était persécuté par les communautés locales de l'Himalaya Népalais. **Récemment**, les populations de loups sont revenues et ont recolonisé la région, suscitant des inquiétudes quant aux conflits liés à la prédation du bétail et soulignant le besoin urgent de disposer de données complètes sur leur répartition et l'adéquation de leur habitat afin d'atténuer la menace d'extinction due aux activités humaines. Dans cette étude, nous avons appliqué des modèles MaxEnt pour déterminer l'habitat approprié du loup de l'Himalaya et identifier les principaux facteurs environnementaux influençant sa répartition. Les données sur la présence du loup de l'Himalaya ont été collectées le long de 187,51 km de transects, en enregistrant les excréments, les empreintes et les preuves directes telles que les sites de chasse et les observations d'animaux vivants. La modélisation MaxEnt a révélé que les précipitations saisonnières, la température et la pente étaient les principaux facteurs environnementaux influençant l'adéquation de l'habitat pour le loup de l'Himalaya dans l'Himalaya Népalais. L'étude a révélé que 52% (1 090 km²) de la région étudiée dans le Haut Mustang est très propice aux loups, en particulier dans la fourchette de 3 200 à 5 000 m d'altitude et dans les zones caractérisées par des conditions froides, des précipitations modérées à élevées, des prairies ouvertes et des pentes douces. Comme l'indiquent les résultats, la hausse des températures (réchauffement climatique) et l'expansion humaine pourraient contribuer à pousser les loups de l'Himalaya vers des altitudes plus élevées, réduisant ainsi la disponibilité d'habitats adaptés à des altitudes plus basses. Cela suggère la nécessité de mettre en place des stratégies de conservation ciblées pour protéger cette espèce menacée au Népal.

Mots-clés : Zone de conservation de l'Annapurna, *Canis lupus chanco*, adéquation de l'habitat, loup de l'Himalaya, modèle MaxEnt

INTRODUCTION

L'adéquation d'un habitat peut être décrite à l'aide d'un indice numérique qui évalue la capacité d'un habitat à soutenir une espèce spécifique et qui reflète les variations spatiales de la probabilité d'occurrence de l'espèce (Kellner et al. 1992, Bacon et al. 2017). Les modèles d'adéquation de l'habitat, qui intègrent les facteurs environnementaux pertinents, sont utilisés pour prédire la présence des espèces et sont de plus en plus précieux dans la gestion de la faune sauvage (Ottaviani et al. 2004, Elith et al. 2006, Hirzel et al. 2006, Shrestha et Kindlmann 2022). La configuration spatiale des paysages peut influencer considérablement la répartition des espèces (Collinge 2010), et les efforts de conservation axés sur les habitats appropriés peuvent contribuer à maintenir des populations viables au fil du temps.

Les modèles de répartition des espèces sont devenus essentiels pour comprendre les relations entre les animaux et leur habitat, prédire l'utilisation de l'espace et évaluer les impacts du changement climatique (Bakkenes et al. 2006, Shrestha 2006, Beer et al. 2010, Lavergne et al. 2010). Ces informations sont essentielles pour mener des efforts de conservation efficaces, en particulier lorsqu'il s'agit de lutter contre des menaces telles que la perte d'habitat, la petite taille de l'aire de répartition et la faible densité de population qui contribuent à la mise en danger des espèces et à la perte de biodiversité (Purvis et al. 2000). Diverses techniques et méthodes statistiques ont été utilisées pour la modélisation de la répartition des espèces, notamment les fonctions de sélection des ressources (Boyce et McDonald 1999, Manly et al. 2002, Neupane et al. 2022, Panta et al. 2023), les modèles linéaires généralisés (McCullagh et Melder 1989, Dhami et al. 2023) et les approches de modélisation algorithmique basées sur l'apprentissage automatique (Ripley 1996), ainsi que le modèle MaxEnt largement utilisé (Phillips et al. 2006, Shrestha et Kindlmann 2020, 2022). MaxEnt est particulièrement efficace pour traiter les interactions complexes entre les variables prédictives et les variables de réponse, pour prendre en compte les données de présence uniquement et pour intégrer les données spatiales à l'aide de techniques SIG (Elith et al. 2006, Yi et al. 2016). **MaxEnt part du principe que les données de présence sont représentatives de la distribution réelle de l'espèce et que les variables environnementales utilisées influencent les préférences de l'espèce en matière d'habitat.** Nous appliquons donc MaxEnt aux données de distribution du loup de l'Himalaya *Canis lupus chanco* dans le Haut Mustang de la zone de conservation de l'Annapurna (ACA), au Népal.

Initialement considéré comme un loup gris au Népal, le loup de l'Himalaya (également appelé loup Tibétain) a été génétiquement identifié comme une branche divergente distincte au sein d'un clade plus large de loups (Sharma et al. 2004, Agarwal et al. 2007, Chetri et al. 2016, Subba et al. 2017, Werhahn et al. 2017, 2020).

Bien qu'il soit classé comme espèce « préoccupation mineure » sur la Liste rouge de l'UICN, il est **protégé** au niveau national en vertu de la loi Népalaise de 1973 sur les parcs nationaux et la conservation de la faune sauvage (GoN 1973) en raison de son importance écologique et culturelle. Le loup de l'Himalaya vit dans les régions de haute altitude, généralement entre 3 900 et 5 600 m d'altitude (Werhahn et al. 2017), où il joue un rôle essentiel en tant que prédateur apical dans le maintien de l'équilibre écologique en régulant les populations de

proies telles que le mouton bleu *Pseudois naya*, la marmotte de l'Himalaya *Marmota himalayana* et les petits mammifères (Chettri et al. 2017, Werhahn et al. 2019a, 2019b). Il contribue également indirectement à la régénération de la végétation en contrôlant la densité des herbivores. **Cependant**, les connaissances détaillées sur l'état de sa population, sa répartition et ses interactions écologiques au Népal restent limitées, en partie en raison de l'éloignement de son habitat et de la nature cryptique de cette espèce.

Il y a quarante ans, la population de loups de l'Himalaya a connu un déclin important en raison de la persécution intense des communautés locales dans l'Himalaya Népalais, qui leur reprochaient de s'attaquer au bétail. **Cependant**, les loups ont recolonisé la région ces dernières années (Chettri et al. 2016, Lama et al. 2017, Werhahn et al. 2019a, 2019b). Le loup de l'Himalaya a été photographié pour la première fois en janvier 2014 à l'aide d'un piège photographique à Diple of Lo-Manthang lors d'une étude de surveillance des léopards des neiges dans le Haut Mustang, ACA (Fig. 1a). Il a également été capturé par un piège photographique en mai 2014 (Chettri et al. 2016). **Cependant**, le retour du loup de l'Himalaya soulève des inquiétudes quant aux conflits avec les communautés locales en raison de la prédation du bétail (Habib et al. 2013, Subba et al. 2017, Werhahn et al. 2019a, 2019b). Les sentiments négatifs de la population locale compliquent encore davantage l'avenir incertain de la population de loups. Pour faire face à la menace imminente d'extinction du loup de l'Himalaya, il est essentiel de disposer d'informations complètes sur son aire de répartition et l'adéquation de son habitat (Chettri et al. 2020).

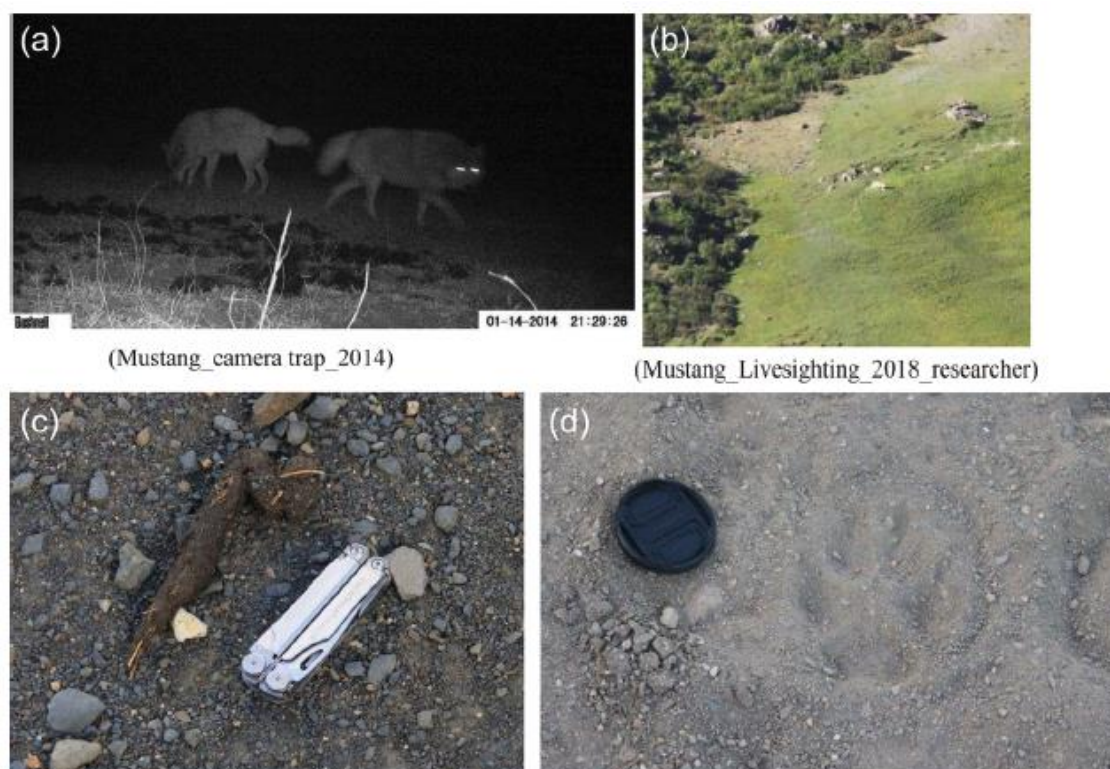


Figure 1. (a) Première photo d'un loup de l'Himalaya prise par un piège photographique dans la zone de conservation de l'Upper Mustang en janvier 2014, aux coordonnées GPS suivantes : 29°9'51,58"N, 83°54'10,87"E, confirmant le retour du loup dans la région. Photo : Bikram Shrestha, Pema Lama, SLC/ACAP/NTNC ; (b) Observation en direct d'un loup de l'Himalaya en 2018 aux coordonnées GPS suivantes : 29°6'00"N, 83°51'36"E dans la zone ACA Upper Mustang, au Népal ; (c) Excréments de loup de l'Himalaya et (d) empreinte de patte de loup de l'Himalaya.

L'utilisation de l'habitat par les grands carnivores tels que le loup de l'Himalaya est un processus écologique multiforme, influencé par des variables environnementales et

climatiques directes telles que l'altitude, la température, la couverture végétale et la rugosité/accidenté du terrain. Il est également reconnu que ces facteurs exercent un effet indirect en façonnant la répartition spatiale et temporelle ainsi que la densité des espèces proies (Vijayan et al. 2012, Ripple et al. 2014).

Les prédateurs dépendent fortement de la disponibilité et de l'accessibilité des proies, et leurs modes d'utilisation de l'habitat reflètent donc souvent la dynamique spatiale des populations de proies (Hebblewhite et Merrill 2008). En tant que prédateurs opportunistes et généralistes, les loups ont un régime alimentaire très flexible qui reflète directement la disponibilité locale des proies. Dans le contexte de la région du Haut Mustang, ACA, le loup de l'Himalaya chasse un mélange d'ongulés sauvages tels que le mouflon bleu *Pseudois nayaur* et la gazelle Tibétaine *Procapra picticaudata*, le kiang *Equus kiang*, l'argali Tibétain (*Ovis ammon hodgsoni*) et de petits mammifères tels que la marmotte de l'Himalaya (*Marmota himalayana*), le lièvre laineux (*Lepus oiostolus*) et les pikas (*Ochotona* spp.), ainsi que du bétail domestique, notamment des moutons, des chèvres et des bovins (Namgail et al. 2004, Chetri et al. 2017). Des études antérieures ont démontré que les préférences en matière d'habitat de ces espèces proies sont elles-mêmes influencées par des gradients environnementaux tels que l'altitude, les types de végétation et la couverture neigeuse (Mishra et al. 2004). Par exemple, les mouflons bleus ont tendance à occuper des pentes raides et des falaises rocheuses à la végétation clairsemée à moyenne et haute altitude, tandis que les gazelles Tibétaines préfèrent les zones ouvertes vallonnées, les zones plates et les prairies alpines. Les modes de pâturage du bétail sont souvent concentrés dans les fonds de vallée accessibles et les pâturages alpins (Chetri et al. 2017). Bien que cette étude ne dispose pas de données directes sur la répartition des proies dans la zone étudiée, il est essentiel d'intégrer les connaissances sur les préférences des proies en matière d'habitat pour interpréter le mode d'utilisation de l'habitat des loups de l'Himalaya. Comprendre les voies directes par lesquelles les variables environnementales influencent l'utilisation de l'espace par les prédateurs via la disponibilité des proies peut améliorer les modèles d'adéquation des habitats et éclairer les stratégies de conservation qui tiennent compte à la fois des besoins des prédateurs et des proies (Karanth et al. 2017, Linnell et al. 2020).

À notre connaissance, une seule étude à ce jour (Subba et al. 2017) a évalué l'adéquation de l'habitat des loups de l'Himalaya au Népal. L'étude s'est appuyée sur 49 enregistrements de présence opportunistes recueillis à partir d'échantillons fécaux, de relevés par pièges photographiques et de sources de données publiées lors du suivi des léopards des neiges, qui a utilisé cinq variables bioclimatiques dans MaxEnt pour cartographier l'habitat potentiel des loups. L'étude a identifié 28 553 km² (73%) de l'Himalaya Népalais comme habitat potentiel pour les loups, principalement dans les zones arides, les prairies alpines et les zones arbustives situées entre 3 616 et 4 950 m d'altitude, la température moyenne du trimestre le plus froid étant le principal facteur climatique déterminant. **Cependant**, l'influence possible d'autres variables bioclimatiques et environnementales sur la répartition de l'espèce reste à explorer. **En revanche**, notre étude se concentre spécifiquement sur le contexte local du **Haut Mustang** (ACA). Nous avons utilisé une approche plus complète en intégrant les caractéristiques topographiques, les variables bioclimatiques et les facteurs environnementaux de la région.

Sur la base de 262 enregistrements de présence vérifiés, nous avons appliqué le modèle MaxEnt pour évaluer l'adéquation de l'habitat pour le loup de l'Himalaya. Par rapport à Subba

et al. (2017), notre étude utilise un plus grand nombre de prédicteurs, ce qui rend la cartographie de l'adéquation de l'habitat plus réaliste et plus précise. Afin d'améliorer les connaissances et d'orienter les efforts de conservation des loups de l'Himalaya dans le Haut Mustang, cette étude vise à répondre aux questions clés suivantes :

- (a) Quelle est l'étendue de l'habitat potentiel disponible pour le loup de l'Himalaya dans l'ACA ?
- (b) Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent leur habitat potentiel dans l'ACA ? Nous émettons l'hypothèse que des facteurs tels que l'altitude, le relief accidenté, l'utilisation et la couverture des sols, ainsi que la disponibilité des proies sont susceptibles d'être des déterminants clés de l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya dans l'ACA. **Plus précisément**, les altitudes élevées et les terrains accidentés sont susceptibles d'offrir un refuge essentiel contre les perturbations humaines et de réduire la concurrence avec d'autres carnivores, tandis qu'une couverture végétale adéquate peut soutenir les populations d'espèces proies clés. Nous pensons que les loups éviteront les zones à forte présence humaine et les infrastructures, comme cela a été observé chez d'autres populations de loups, en raison de leur comportement d'évitement des risques. **Ensemble**, ces facteurs devraient façonner la répartition spatiale de l'habitat approprié en équilibrant les besoins en ressources et en minimisant les conflits entre les humains et les loups, à l'instar des schémas observés chez d'autres populations de loups vivant en montagne (Peterson et al. 2021). Les résultats devraient fournir des informations précieuses aux autorités locales et aux responsables de la planification de la conservation afin de mieux gérer et protéger cette espèce menacée au Népal.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

L'ACA (7629 km²), la plus grande zone protégée du Népal créée en 1992 et gérée par le National Trust for Nature Conservation (NTNC), présente des caractéristiques naturelles remarquables. Elle comprend les plus grandes forêts de rhododendrons au monde et le lac d'eau douce le plus haut en altitude. Elle abrite certains des plus hauts sommets du monde, culminant à plus de 8 000 m d'altitude (Annapurna et Dhaulagiri), avec un climat transhimalayen frais et semi-aride dans l'ombre pluviométrique des chaînes de l'Annapurna et du Dhaulagiri (Shrestha et Kindlmann 2022).

La zone d'étude dans le Haut Mustang (ACA) couvre 2 076 km² et comprend deux municipalités rurales : Lo-mangthang et Lo-Ghekar Damodarkunda. La région se caractérise par des paysages désertiques alpins secs, offrant d'immenses pâturages et servant d'habitat diversifié à plusieurs prédateurs sauvages, notamment les léopards des neiges *Panthera uncia*, les loups de l'Himalaya, les renards roux *Vulpes vulpes* et les chacals dorés *Canis aureus*, ainsi qu'à des espèces proies telles que le mouflon bleu *Pseudois nayar*, le cerf musqué *Moschus chrysogaster* et le kiang - l'âne sauvage tibétain *Equus kiang* (Ale et al. 2014, Pahari et al. 2021). L'élevage est un élément essentiel de l'économie locale dans la région étudiée, car il soutient l'agriculture de subsistance et le commerce du yartsagumba. La communauté dépend des pâturages d'altitude pour le pâturage et pratique des techniques de pâturage tournant. Les espèces d'élevage courantes comprennent le yack, le bovin, le cheval, la chèvre et le mouton.

Les chèvres, les moutons et les veaux sont généralement gardés dans des enclos la nuit pour les protéger (Ale et al. 2014, Shrestha et Kindlmann 2022).

Données sur la présence du loup de l'Himalaya et modélisation

Nous avons recueilli des données sur la présence du loup de l'Himalaya en recherchant des signes le long de transects totalisant 187,51 km. Ces signes comprenaient des excréments de loup de l'Himalaya, des empreintes et des preuves directes telles que des sites de mise à mort et des observations d'animaux vivants. Ces signes sont distincts de ceux d'autres carnivores comme les léopards des neiges et les lynx en raison de la famille unique du loup au sein des Canidae (Fig. 2).

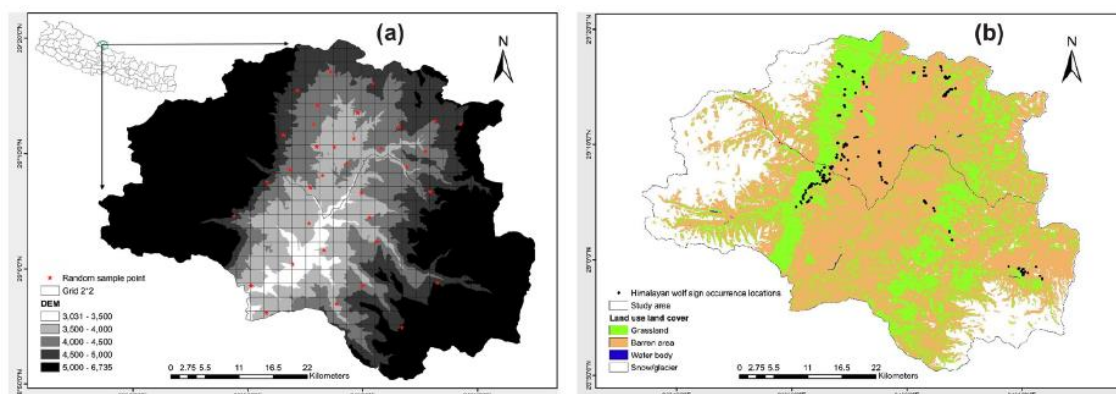


Figure 2. (a) Grille d'échantillonnage avec des points d'échantillonnage répartis aléatoirement dans la région du Haut Mustang, au sein de la zone de conservation de l'Annapurna (ACA), montrant le cadre spatial utilisé pour les enquêtes sur la présence des loups, et (b) emplacements enregistrés où des loups de l'Himalaya ont été observés lors des enquêtes sur le terrain, illustrant leur répartition au sein des grilles d'étude

La région étudiée a été divisée en cellules de 2×2 km, avec des fichiers de forme extraits du Département des enquêtes du gouvernement Népalais (www.nationalgeoportal.gov.np) pour les deux municipalités rurales de Lo-Mangthang et Lo-Gheker Damodarkunda. Au total, la région étudiée comprenait 589 cellules de grille (Fig. 3). Le travail sur le terrain a été mené sur plusieurs périodes d'étude (mai, juillet-septembre 2018 et février 2019).

Pour déterminer l'emplacement des transects, nous avons sélectionné 29 grilles à l'aide d'une méthode d'échantillonnage opportuniste, une approche couramment utilisée pour étudier les prédateurs rares et à large répartition dans les régions montagneuses (Subba et al. 2017, Shrestha et al. 2018, Shrestha et Kindlmann 2022). Les grilles sélectionnées englobent tous les types d'habitats propices à la distribution des loups et ont été classées par ordre de priorité en fonction de l'altitude appropriée et de la probabilité de présence de loups, telle qu'identifiée lors d'entretiens avec des informateurs clés et d'enquêtes auprès des communautés/bergers. Au sein de chaque grille sélectionnée, des transects linéaires de 2 à 5 km ont été parcourus de manière opportuniste à une altitude appropriée comprise entre 3 200 et 5 000 m au-dessus du niveau de la mer, où la probabilité de détecter des loups était considérée comme élevée (Kabir et al. 2017). Les transects ont été positionnés dans des grilles présentant des taux de détection de loups élevés, en se concentrant sur les zones proches des principales routes de transhumance, des ressources en eau et des sites de parcs temporaires. Bien que les grilles n'aient pas été sélectionnées de manière aléatoire, cette approche ciblée a permis une utilisation efficace des ressources et a maximisé la probabilité de détection dans les zones présentant le plus fort potentiel d'activité des loups. Bien que l'absence de

randomisation puisse introduire un biais d'échantillonnage spatial, il s'agit d'un compromis pratique dans des paysages éloignés et difficiles sur le plan logistique, où la présence des loups est rare et inégale. Les sites de présence des loups ont été principalement identifiés grâce à des entretiens avec des informateurs clés et à des enquêtes auprès des éleveurs de la communauté.

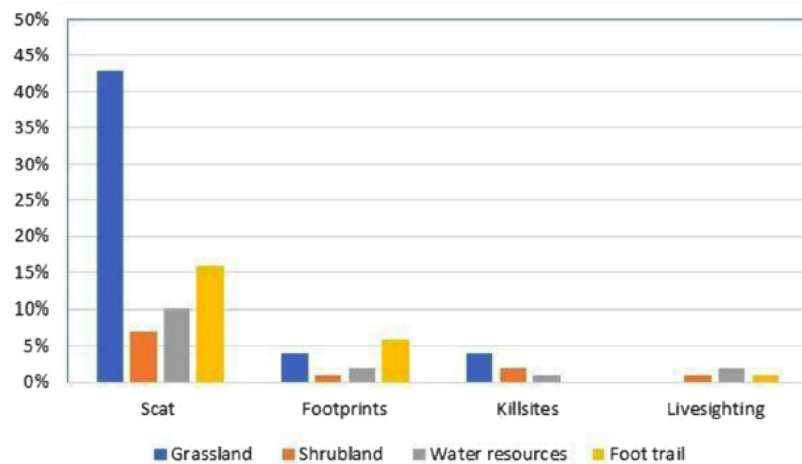


Figure 3. Fréquence en pourcentage des traces de loups dans différents types d'habitats

Occupation naïve

L'occupation naïve est une méthode simple utilisée pour estimer la présence d'une espèce dans une région spécifique, offrant des informations préliminaires sur les schémas de distribution (Rovero et al 2014). Pour évaluer l'occupation du loup de l'Himalaya, nous avons utilisé une méthode d'échantillonnage opportuniste pour la sélection des grilles et le placement des transects, en collectant des données sur la présence de l'espèce grâce à la surveillance des signes le long des transects dans la région étudiée. Bien que l'occupation naïve suppose une détection parfaite et ne corrige pas la probabilité de détection, elle offre une estimation de base pratique de la présence de l'espèce et de l'utilisation de son habitat dans des régions éloignées et difficiles sur le plan logistique. L'occupation naïve du loup de l'Himalaya, basée sur les lieux d'occurrence empiriques, a été obtenue à l'aide de l'équation suivante :

Occupation naïve =

$$\frac{\text{total number of cell where wolf's sign detected}}{\text{total number of cells sampled}} \times 100$$

De même, l'indice de disponibilité relative (RAI) a été calculé à l'aide de l'équation suivante :

$$RAI = \frac{\text{Number of occurrence locations}}{\text{Total distance travelled (km)}}$$

Variables environnementales

Nous avons intégré la topographie, les variables bioclimatiques et les facteurs environnementaux de l'habitat de la région étudiée afin d'évaluer l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya à l'aide du modèle MaxEnt. Le **Tableau 1** présente un aperçu des variables utilisées dans notre analyse.

Tableau 1. Variables environnementales utilisées dans l'étude de la répartition potentielle des loups de l'Himalaya. Les codes utilisés pour les variables sont indiqués entre parenthèses

	Variable	Source
Topography	Elevation	Shuttle radar topographic mission (https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-shuttle-radar-topography-mission-srtm)
	Slope aspect	
	Terrain roughness	
Climate	Annual mean temperature (Bio1)	WorldClim 2.0 (Fick and Hijmans 2017)
	Mean diurnal range (Bio2)	
	Isothermality (Bio3)	
	Temperature seasonality (Bio4)	
	Temperature July (Bio5)	
	Temperature January (Bio6)	
	Temperature annual range (Bio7)	
	Mean temperature of wettest quarter (Bio8)	
	Mean temperature of driest quarter (Bio9)	
	Mean temperature of warmest quarter (Bio10)	
	Mean temperature of coldest quarter (Bio11)	
	Annual precipitation (Bio12)	
	Precipitation of wettest month (Bio13)	
	Precipitation of driest month (Bio14)	
	Precipitation seasonality (Bio15) (coefficient of variation)	
	Precipitation of wettest quarter (Bio16)	
	Precipitation of driest quarter (Bio17)	
	Precipitation of warmest quarter (Bio18)	
	Precipitation of coldest quarter (Bio19)	
Habitat	Land use and land cover (Lulcc)	Landsat TM satellite image (http://geoapps.icimod.org/landcover/nepallandcover)

Le modèle numérique d'élévation (DEM)

Le DEM a été obtenu à partir de la mission topographique radar Shuttle (<https://www.usgs.gov/venters/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-shuttle-radar-topography-mission-srtm>) avec une résolution de 1 km. Dans ArcGIS, nous avons dérivé des variables topographiques, notamment l'aspect, l'élévation, la rugosité et la pente. La rugosité du terrain a été calculée comme l'écart type (ET) des valeurs d'altitude dans chaque cellule de la grille, selon Carlisle (2005) :

$$\text{Terrain Ruggedness} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (z_i - \bar{z})^2}{n-1}}$$

où z_i représente la valeur d'altitude d'une cellule ou d'un point spécifique dans la zone définie, $\bar{z}$ représente la valeur d'altitude moyenne dans la zone définie, et n est le nombre total de valeurs d'altitude dans la zone définie.

Cette méthode fournit une mesure quantitative de la variabilité altitudinale et diffère de l'outil TRI intégré (Riley et al. 1999) dans ArcGIS, offrant une estimation plus directe de la complexité du terrain basée sur la dispersion altitudinale locale. Un écart type plus élevé indique un terrain plus accidenté avec des différences d'altitude plus importantes, tandis qu'un écart type plus faible reflète un terrain plus uniforme. Cette méthode permet de caractériser la complexité structurelle de l'habitat pertinent pour l'écologie du loup de l'Himalaya.

Utilisation et couverture des sols (LULC)

Les données sur l'utilisation et la couverture des sols ont été dérivées de l'image satellite Landsat TM (<https://rds.icimod.org/Home/DataDetail?metadataId=1972729>), à l'aide d'une analyse d'images basée sur les objets (OBIA) avec l'algorithme de segmentation multi-résolution. Ce processus a utilisé des critères d'homogénéité avec des paramètres de forme (0,1), de compacité (0,5) et de facteur d'échelle (16) (Uddin et al. 2015). Les données obtenues ont indiqué une classification de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), classant les zones en neige/glacier, terres arides, plans d'eau et prairies.

En outre, ces données dérivées ont été affinées grâce à une analyse de superposition dans ArcGIS, en alignement avec les données LULC obtenues à partir de : <https://rds.icimod.org/Home/DataDetail?metadataId=1972729> afin d'améliorer la précision des caractéristiques du paysage (FRTC 2022). Cette méthodologie a été cruciale pour définir les grilles d'étude et optimiser les performances du modèle dans le cadre de l'étude.

Variables climatiques

Nous avons obtenu des données bioclimatiques à partir de WorldClim 2 (Fick et Hijmans 2017) et avons effectué une analyse de corrélation de Person afin de garantir l'indépendance des variables climatiques dans notre modèle. Nous avons sélectionné sept variables climatiques avec un coefficient de corrélation (r) $> 0,70$ (Kabir et al. 2017) : température moyenne annuelle (Bio1), amplitude thermique annuelle (Bio7), température moyenne du trimestre le plus chaud (Bio10), température moyenne du trimestre le plus froid (Bio11), précipitations annuelles (Bio12), précipitations du trimestre le plus chaud (Bio18) et précipitations du trimestre le plus froid (Bio19).

Les données acquises ont été converties en couches raster à l'aide d'ArcGIS 10.5 et d'EDRAS Imagine 2015. Chaque couche raster a ensuite été reclassifiée sous la projection WGS 84 avec une résolution de $30 \times 30 \text{ m}^2$ par pixel. Grâce à ce processus, tous les facteurs contributifs sont intégrés de manière homogène dans une carte cohérente pour une analyse détaillée. L'étude a utilisé un ensemble complet de 12 variables prédictives dans le modèle MaxEnt pour effectuer l'analyse.

Modélisation MaxEnt

La modélisation MaxEnt évalue à la fois la présence réelle et potentielle d'une espèce focale (Elith et al. 2006). L'outil MaxEnt 3.4.1 a été utilisé dans l'étude pour l'analyse de l'habitat du loup de l'Himalaya et la modélisation de sa distribution potentielle (Phillips et al. 2018). Cette méthode a intégré les données d'occurrence avec des variables topographiques et environnementales (Phillips et Elith 2013). Sur l'ensemble de test du programme MaxEnt, les performances du modèle ont été évaluées à l'aide de la courbe ROC (receiver operating characteristic) et de la valeur AUC (area under the curve), qui variait de 0 à 1. Une valeur AUC élevée pour le meilleur modèle sur les données d'apprentissage suggère une forte capacité prédictive (Pearson et al. 2007, Phillips et Dudik 2008).

Effet de l'activité humaine

L'impact des activités humaines sur l'adéquation de l'habitat des loups de l'Himalaya a été rigoureusement évalué en intégrant des méthodologies avancées d'analyse spatiale basées sur

le SIG à des cadres de décision multicritères. Les données sur les zones d'habitation, les zones bâties et les réseaux routiers ont été tirées de la base de données officielle sur la gestion des terres tenue par le département des levés topographiques du ministère Népalais de la gestion des terres, de la coopération et de la lutte contre la pauvreté (<https://nationalgeoportal.gov.np/#/dataset>). Ces caractéristiques, connues pour représenter des pressions anthropiques importantes, ont servi de données primaires pour modéliser la distribution spatiale à travers le paysage.

Afin de quantifier les impacts liés à la proximité, une analyse de distance euclidienne a été réalisée, générant une série de rasters de distance à intervalles de 50 m à partir de chaque caractéristique anthropique, couvrant une plage de 50 à 500 m. Ce processus permet de délimiter la manière dont l'influence directe de la présence humaine s'atténue avec la distance, une approche courante dans les études sur l'adéquation des habitats (Corradini et al. 2021). Par la suite, plusieurs zones tampons à intervalles de 100 m (100, 200, 300, 400 et 500 m) ont été créées autour des agglomérations, des zones bâties et des réseaux routiers à l'aide des outils d'analyse spatiale ArcGIS. La méthode de zone tampon permet d'évaluer de manière systématique la quantité d'habitat approprié qui se trouve dans différents seuils spatiaux de perturbation humaine, ce qui facilite la prise de décisions en matière de conservation fondées sur des preuves (Brouwers et al. 2010). Lorsque des chevauchements de zones tampons se produisaient en raison de la densité des agglomérations, des opérations d'union spatiale et de dissolution ont été appliquées afin de cartographier avec précision l'influence cumulative.

Afin d'affiner et de hiérarchiser les zones les plus vulnérables à l'impact humain, nous avons appliqué un processus hiérarchique analytique flou (FAHP) dans ArGIS (Sarkar et al. 2022) pour effectuer une analyse spatiale visant à évaluer la proximité des caractéristiques anthropiques par rapport aux habitats des loups. La technique FAHP étend le processus analytique hiérarchique en tenant compte des incertitudes et des jugements subjectifs grâce à la logique floue, qui est particulièrement adaptée aux problèmes écologiques où la qualité des données ou la certitude des experts peuvent varier (Vahidnia et al. 2008).

Ces analyses visaient à évaluer et à comprendre l'étendue spatiale des perturbations humaines telles que les établissements humains et les zones bâties sur des paysages plus vastes. Cependant, ces facteurs liés à l'activité humaine ont été analysés séparément et exclus du modèle MaxEnt afin de maintenir l'accent sur les prédicteurs écologiques naturels influençant l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya. La compréhension de ces interactions est essentielle pour une planification et des stratégies de gestion efficaces en matière de conservation dans le paysage Himalayen Népalais.

RESULTATS

Répartition et occupation

Au cours de l'étude transversale couvrant une distance totale de 187,51 km, nous avons enregistré 262 preuves dans 20 grilles caractérisant la présence de loups de l'Himalaya. Vingt-cinq de ces signes étaient liés à des attaques confirmées de loups sur du bétail. Les emplacements prédominants (35% de ces sites de mise à mort se trouvaient dans des prairies plates et vallonnées caractérisées par une forte densité de *Carex* spp. et *Kobresia* spp., avec *Caragana* spp. et *Sibbaldianthe buifuca*. La fréquence des traces de loups dans différents types d'habitats a révélé que les prairies présentaient la plus forte occurrence de traces, les

excréments étant l'indicateur le plus dominant, représentant environ 43% de toutes les observations (Fig. 3). Les sentiers et les ressources en eau ont également montré une présence modérée d'excréments (respectivement ~16 et ~11%), indiquant que les loups utilisent fréquemment les caractéristiques linéaires et les zones proches des sources d'eau, ce qui reflète peut-être leurs couloirs de déplacement et leur dépendance aux ressources. **En revanche**, les empreintes et les sites de mise à mort ont été enregistrés à des fréquences relativement faibles et uniformément réparties dans tous les types d'habitats, ce qui suggère qu'il n'y a pas de préférence spécifique pour ces signes et indique une large utilisation spatiale par les loups pour leurs déplacements et leur prédation. **Ainsi**, cette étude indique que si les loups sont généralistes en termes de déplacement et de recherche de nourriture, les prairies et les sentiers pédestres sont essentiels à leur activité.

L'occupation naïve de la population de loups a été estimée à près de 72%, ce qui indique une forte probabilité de leur présence dans la région étudiée. **En outre**, le RAI a enregistré en moyenne deux signes par kilomètre, ce qui fournit des informations supplémentaires sur la fréquence et la répartition des signes de présence de loups dans la région étudiée. Ces résultats fournissent des informations précieuses sur la répartition et les préférences en matière d'habitat des loups de l'Himalaya dans la région étudiée, en soulignant notamment leur association avec des types de végétation spécifiques au sein du paysage.

Performances du modèle MaxEnt

L'analyse ROC (Fig. 4) a révélé que le meilleur modèle MaxEnt présentait une valeur AUC élevée et une faible variabilité pour les données d'apprentissage, comprise entre 0,727 et 0,987, avec une valeur moyenne de 0,898. Cette valeur AUC élevée signifie que les prédictions du modèle étaient idéales et potentiellement avantageuses pour évaluer l'adéquation de l'habitat pour le loup de l'Himalaya.

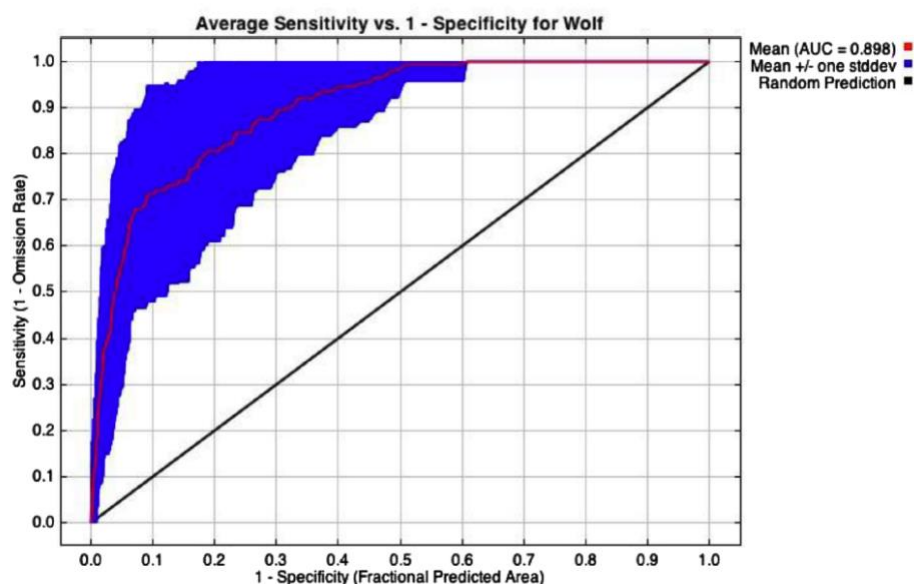


Figure 4. Vérification de la courbe ROC (Receiver Operating Characteristic) sur la répartition de l'habitat approprié du loup de l'Himalaya en représentant le taux de vrais positifs (sensibilité) par rapport au taux de faux positifs (1 - spécificité) pour différents seuils

Le faible écart type de l'AUC (0,066) suggère que le modèle ne présentait pas de surajustement, ce qui indique une performance robuste et une généralisation autour de la présence des données utilisées pour entraîner le modèle. Le surajustement se produit lorsqu'un modèle apprend le bruit et les fluctuations aléatoires des données plutôt que les modèles sous-jacents, ce qui peut conduire à une mauvaise généralisation des nouvelles données. Ces résultats démontrent la fiabilité et l'efficacité du modèle MaxEnt pour prédire la relation sous-jacente entre les variables environnementales et la présence du loup sans surajustement des données d'apprentissage.

Adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya

Le test Jackknife effectué sur les variables environnementales à l'aide des données d'entraînement MaxEnt (Fig. 5) a identifié les facteurs clés contribuant à l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya dans la région étudiée. Parmi ceux-ci, la température moyenne du trimestre le plus chaud (Bio10), la température moyenne du trimestre le plus froid (Bio11), les précipitations annuelles (Bio12) et les précipitations du trimestre le plus chaud (Bio18) sont apparues comme les principaux facteurs environnementaux. La température moyenne annuelle (Bio1), l'amplitude thermique annuelle (Bio7) et l'altitude ont été identifiées comme des facteurs secondaires de l'adéquation de l'habitat.

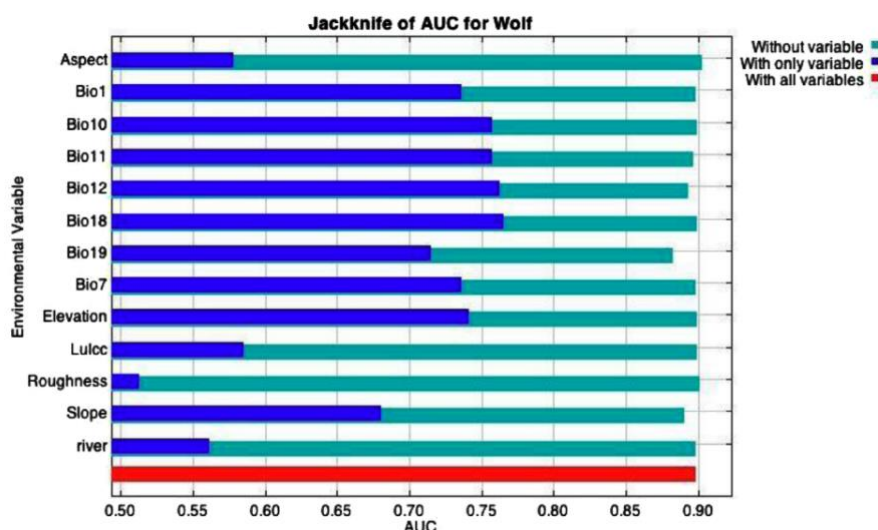


Figure 5. Test Jackknife pour évaluer l'importance relative des variables environnementales pour le loup de l'Himalaya à l'aide du modèle MaxEnt sur un habitat approprié. Lulcc, utilisation des sols et couverture végétale ; Bio1, température moyenne annuelle ; Bio7, amplitude thermique annuelle ; Bio10, température moyenne du trimestre le plus chaud ; Bio11, température moyenne du trimestre le plus froid ; Bio12, précipitations annuelles ; Bio18, précipitations du trimestre le plus chaud ; et Bio19, précipitations du trimestre le plus froid

Plus précisément, la variable environnementale présentant le gain le plus élevé lorsqu'elle était utilisée isolément était la température moyenne du trimestre le plus chaud (Bio10). En revanche, la variable environnementale présentant la plus forte baisse de gain lorsqu'elle était omise était les précipitations du trimestre le plus froid (Bio19). Le modèle a révélé que la rugosité, lorsqu'elle était utilisée seule, contribuait à un gain minimal, ce qui indique que l'analyse du pourcentage de contribution des variables environnementales (Tableau 2) et le test Jackknife (Figure 5) ont systématiquement mis en évidence l'importance des précipitations pendant le trimestre le plus chaud (Bio18) comme facteur clé influençant l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya dans l'Himalaya Népalais. En outre, l'analyse d'importance par permutation dans le modèle MaxEnt (Tableau 2) a souligné le rôle significatif de variables spécifiques dans la prédiction des préférences de l'habitat du loup de

l'Himalaya. **Notamment**, la température moyenne annuelle (Bio1), les précipitations annuelles (Bio12), les précipitations du trimestre le plus froid (Bio19) et la pente sont apparues comme les principaux facteurs influençant le choix de l'habitat du loup de l'Himalaya.

Tableau 2. Pourcentage de contribution et valeurs d'importance de permutation des variables environnementales

Variables	Percent contribution (%)	Permutation importance (%)
Bio19	25.5	33.1
Bio12	17.5	21.5
Bio18	15.1	0.9
Slope	14.1	10.9
Bio1	11.8	17.3
Bio11	6.1	3.2
Elevation	2.5	2.3
Aspect	2.4	1.9
River	2.2	2.2
Roughness	1.4	1.2
Bio7	1.1	3.8
Bio10	0.2	1.4
Lulcc	0.1	0.2

La carte d'adéquation de l'habitat (Fig. 6) illustre la répartition des habitats potentiellement adaptés aux loups de l'Himalaya dans la région étudiée. Selon le modèle MaxEnt, environ 52% (1 089,90 km²) de la région étudiée est classée comme très appropriée pour les loups. Ces zones, indiquées en vert sur la carte, sont principalement concentrées dans les parties nord et est du district de Mustang, s'étendant vers la frontière nord avec la Chine. Les zones d'adéquation moyenne sont indiquées en jaune, tandis que le rouge indique les habitats inappropriés.

Courbe de réponse

Les courbes de réponse représentées dans la Figure 7 déterminent l'influence de divers facteurs environnementaux sur la répartition et l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya. Les plages optimales pour la température moyenne annuelle (Bio1) se situent entre 24 et 26°C (Figure 7a), où la contribution logarithmique à la prédiction brute a atteint son maximum entre 3 et 5. Au-delà de ce seuil optimal, l'augmentation des températures moyennes annuelles a entraîné une baisse forte et continue de l'adéquation prévue de l'habitat, indiquant une forte corrélation négative aux températures extrêmes plus chaudes, tandis que la température moyenne du trimestre le plus froid (Bio11) a révélé une relation non linéaire avec l'adéquation de l'habitat du loup. La présence du loup a montré une augmentation modérée de l'aptitude entre -16°C et -4°C (Fig. 7b), avec un pic entre une contribution logarithmique de 3,0 et 3,5. Dans une fourchette optimale de températures modérément froides à douces pendant le trimestre le plus froid au-delà de -4°C, l'aptitude a fortement diminué, ce qui a rendu les trimestres les plus froids progressivement moins favorables. L'augmentation de l'intervalle de confiance aux deux extrêmes de température (Bio1 et Bio11) souligne une plus grande incertitude dans ces conditions non optimales. Les précipitations du trimestre le plus froid (Bio19) sont particulièrement significatives, avec une plage optimale de 55 à 60 mm (Fig. 7c).

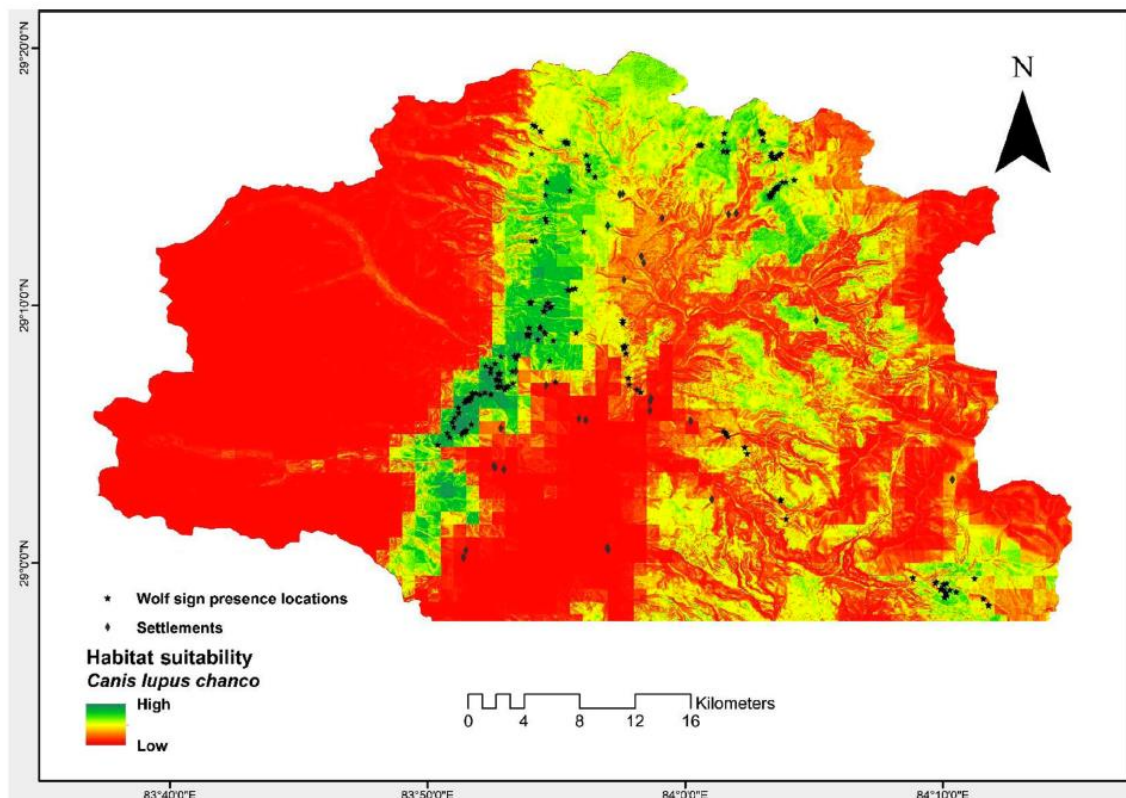


Figure 6. Illustration du modèle MaxEnt projetant la répartition des habitats propices aux loups de l'Himalaya. La probabilité de rencontrer un loup de l'Himalaya varie selon la couleur : vert, habitats les plus propices ; jaune, zones modérément propices ; et rouge, habitats impropres

Les précipitations annuelles (Bio12) d'environ 390 mm (Fig. 7d) sont associées à des conditions favorables à la présence du loup, en particulier dans les zones caractérisées par des pentes inférieures à 20° (Fig. 7e) et un paysage composé d'un mélange de prairies et de broussailles (Fig. 3). La répartition de l'habitat du loup est nettement plus importante à des altitudes comprises entre 3 200 et 5 200 m au-dessus du niveau de la mer (Fig. 7f). En outre, les résultats suggèrent que les loups préfèrent les habitats situés à proximité des rivières ou des plans d'eau (Fig. 7g).

Impact anthropique sur l'habitat du loup de l'Himalaya

Relation spatiale entre les lieux de présence du loup de l'Himalaya (points noirs) et les zones d'habitation délimitées par des zones tampons de 100 m à intervalles de 100 à 500 m (contours concentriques) (Fig. 8). Les résultats montrent que la plupart des traces de loups se trouvent en dehors ou au-delà des zones tampons entourant les zones d'habitation. Très peu de points d'occurrence sont situés dans ces zones tampons de 100 à 500 m, tandis que la plupart des occurrences sont regroupées dans des régions éloignées des habitations humaines (Fig. 8). Cette distribution spatiale suggère un schéma clair d'évitement, les loups de l'Himalaya privilégiant les zones moins soumises à l'influence directe de l'homme. Le regroupement des traces de loups loin des zones d'habitation et des zones tampons bâties souligne encore davantage le chevauchement limité entre l'activité des loups et les zones de perturbation anthropique intense.

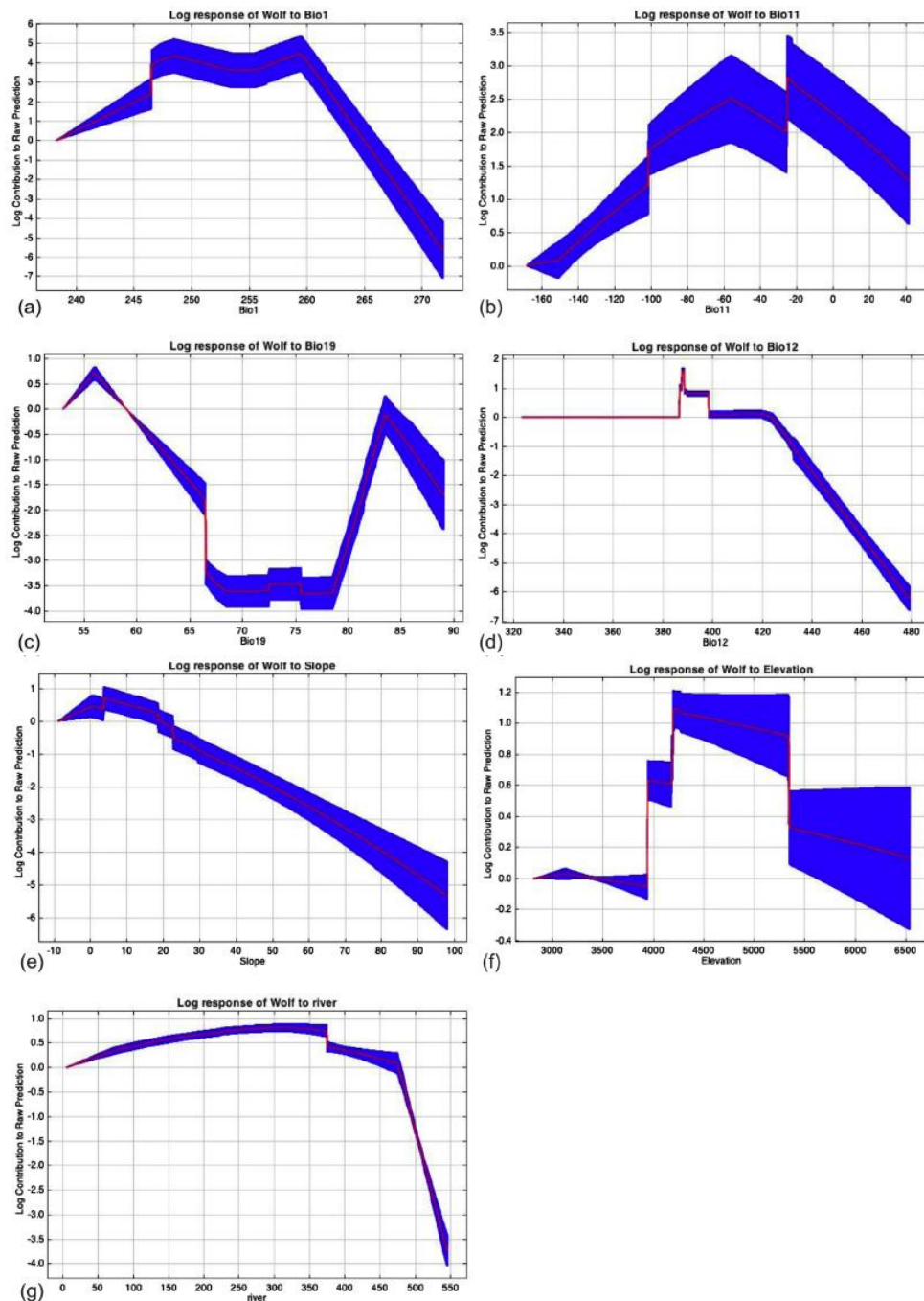


Figure 7. Courbe de réponse : relations entre la probabilité d'occurrence du loup de l'Himalaya et les variables prédictives environnementales telles que (a) la température moyenne annuelle (Bio1) ; (b) la température moyenne du trimestre le plus froid (Bio11) ; (c) les précipitations pendant le trimestre le plus froid (Bio19) ; (d) les précipitations annuelles (Bio12) ; (e) les pentes ; (f) l'altitude ; et (g) les cours d'eau

DISCUSSION

Cette étude met en évidence l'influence combinée des précipitations saisonnières, de la température et de la pente sur l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya, offrant ainsi des informations cruciales sur les préférences écologiques de l'espèce dans la région du Haut Mustang. Nos résultats ont révélé que la température moyenne annuelle (Bio1), les précipitations annuelles (Bio 12), les précipitations du trimestre le plus chaud (Bio18), les précipitations du trimestre le plus froid (Bio19), la pente et l'altitude étaient les principaux facteurs influençant l'adéquation de l'habitat pour le loup de l'Himalaya, comme l'a identifié le modèle MaxEnt. Comme les deux prédicteurs que sont la température moyenne annuelle (Bio1) et l'altitude sont fortement corrélés, nos résultats suggèrent que la température est le

facteur biologiquement le plus significatif pour la présence du loup de l'Himalaya. Si l'altitude influence la distribution, elle fonctionne probablement davantage comme une limite ou une frontière géographique que comme un facteur écologique.

Ces résultats concordent avec ceux de Habib et al. (2013), qui ont également noté que l'altitude agit principalement comme une contrainte plutôt que comme un prédicteur direct de l'adéquation de l'habitat du loup. La courbe de réponse des différentes variables prédictives de notre étude a révélé que la probabilité de présence du loup de l'Himalaya dans la région étudiée était la plus élevée à des altitudes comprises entre 3 200 et 5 200 m au-dessus du niveau de la mer, avec une température relativement froide, des précipitations modérées à élevées, des prairies ouvertes et des pentes inférieures à 20°.

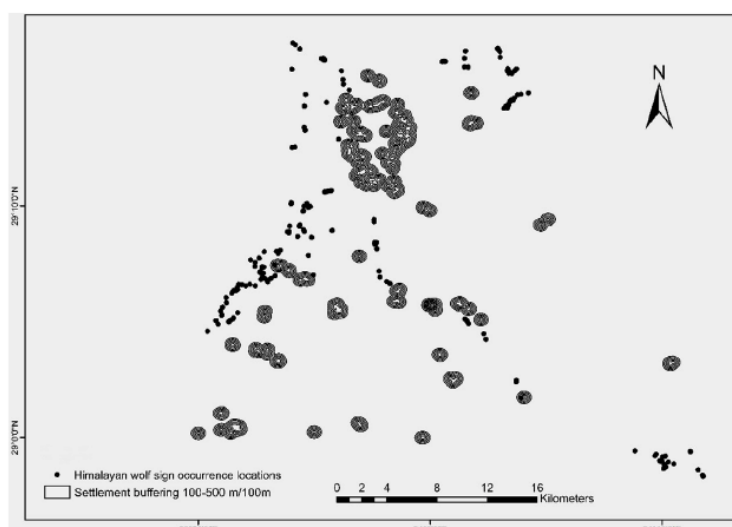


Figure 8. Les zones à tampons multiples, y compris celles comportant des établissements humains et des zones bâties, sont généralement évitées par les loups de l'Himalaya

À l'aide du modèle MaxEnt, Subba et al. (2017) ont souligné l'importance de la température moyenne du trimestre le plus froid (Bio11) et de la température moyenne annuelle (Bio1) comme facteurs clés de l'adéquation de l'habitat du loup de l'Himalaya. Reshamwala et al. (2022) ont mis en évidence d'autres facteurs importants, notamment la température diurne moyenne (Bio), les précipitations du trimestre le plus froid (Bio 19), les précipitations du mois le plus sec (Bio 14), l'altitude et l'utilisation et la couverture des sols. Habib et al. (2013) ont souligné l'importance de la température moyenne annuelle (Bio1), de la rugosité de l'habitat et de la pente dans la formation de l'habitat du loup. La courbe de réponse de Reshamwala et al. (2022) indiquait une aire de répartition du loup entre 2 000 et 5 000 m d'altitude, tandis que Subba et al. (2017) ont rapporté une plage altitudinale de 3 200 à 5 200 m au-dessus du niveau de la mer, ce qui correspond à l'écologie du loup. Reshamwala et al. (2022) ont expliqué que la répartition des loups ne variait pas de manière significative en fonction de la rugosité, ce qui suggère que les loups préfèrent les terrains variés. Les loups ont montré une association **négative** avec les forêts et les terres agricoles, ce qui indique une **préférence plus marquée pour les zones ouvertes et arides**. De même, Subba et al. (2017) ont rapporté que les loups se trouvaient principalement dans des zones arides, suivies par les prairies alpines et les zones arbustives alpines. Habib et al. (2013) ont également suggéré une préférence des loups pour les habitats plats et moins vallonnés.

La **disponibilité** des **proies** pourrait également influencer l'habitat approprié pour les loups dans une région contenant à la fois du bétail sauvage et domestiqué, chacun ayant des préférences distinctes en matière d'habitat influencées par l'altitude, la végétation et les facteurs climatiques (Chetri et al. 2017, Thapa et al. 2021). Par exemple, les proies sauvages telles que le mouflon bleu préfèrent les terrains accidentés à la végétation clairsemée, situés à moyenne et haute altitude, ce qui peut expliquer l'utilisation d'habitats similaires par les loups (Mishra et al. 2004). **À l'inverse**, les modes de pâturage du bétail sont souvent concentrés dans les pâturages de basse altitude et les fonds de vallée, ce qui peut étendre l'utilisation de l'habitat des loups à ces zones de manière saisonnière (Subba et al. 2017, Werhahn et al. 2019a, 2019b). **Cependant, la disponibilité des proies n'a pas été incluse comme variable dans cette étude en raison de l'absence d'enquêtes directes sur les populations de proies, qui sont longues et coûteuses en ressources.**

L'inclusion de ces variables sans données précises ou standardisées aurait pu introduire un biais et réduire la fiabilité du modèle. Nous reconnaissons qu'il s'agit là d'une limite de l'étude. Nous avons donc utilisé des variables climatiques et environnementales qui influencent directement ou indirectement l'adéquation de l'habitat du loup.

Nos résultats ont estimé un taux d'occupation naïf de 72%, qui doit être interprété avec prudence en raison du plan d'échantillonnage opportuniste et non aléatoire. La zone d'étude couvre 589 cellules de grille à travers Lo-Mangthang et Lo-Ghekar Damodarkunda, bien que près de la moitié soit un habitat inadéquat en raison d'un terrain rocheux escarpé et d'une couverture neigeuse permanente. Afin de maximiser l'efficacité de la détection, nous avons sélectionné 29 grilles présentant une forte adéquation avec l'habitat en fonction de l'altitude et des connaissances locales. Si cette approche ciblée améliore les chances de détecter cette espèce insaisissable, elle peut toutefois surestimer l'occupation réelle du territoire. **Néanmoins**, ces résultats constituent une base de référence précieuse pour la répartition du loup de l'Himalaya dans une région isolée et peu documentée. Des recherches supplémentaires devraient appliquer un échantillonnage aléatoire et des modèles d'occupation corrigés en fonction de la détection afin d'obtenir des conclusions plus générales.

Alors que notre estimation naïve de l'occupation indiquait une présence de 72% dans les grilles échantillonnées, le modèle MaxEnt prévoyait qu'environ 52% du paysage plus large constituait un habitat approprié. Cette divergence apparente est probablement le résultat de différences méthodologiques. L'occupation naïve était basée sur des grilles sélectionnées de manière opportuniste avec une forte probabilité de présence de loups, ce qui a pu gonfler le taux de détection. **En revanche**, le modèle MaxEnt a fourni une prévision au niveau du paysage de l'adéquation de l'habitat basée sur des variables écologiques et bioclimatiques, indépendamment de l'intensité de l'échantillonnage. **Ainsi, l'estimation plus élevée de l'occupation reflète une détection ciblée dans les zones appropriées plutôt qu'une disponibilité plus large de l'habitat, soulignant la nécessité d'interpréter ces résultats dans le contexte d'échelles spatiales et d'hypothèses différentes.** **De plus**, comme l'occupation naïve suppose une détection parfaite, ce qui n'est pas forcément le cas dans les conditions réelles, cette estimation surestime probablement l'occupation réelle. Nous reconnaissons qu'il s'agit là d'une limite de notre étude et recommandons que les analyses futures intègrent, dans la mesure du possible, un modèle d'occupation corrigé en fonction de la détection.

Les études soulignent systématiquement l'importance de la température moyenne annuelle et de la pente douce dans la répartition des loups de l'Himalaya, ce qui corrobore les résultats de notre étude. Divers facteurs, notamment des éléments abiotiques tels que l'altitude, la rugosité du terrain et la température, et des facteurs biotiques tels que la disponibilité des proies et l'activité humaine, jouent un rôle essentiel dans la répartition des loups de l'Himalaya (Holt et al. 2018, Sutton et al. 2023). Ces facteurs présentent des variations d'une région à l'autre, soulignant la nature dynamique des interactions écologiques qui influencent l'adéquation de l'habitat des espèces.

La relation complexe entre les variables environnementales et les impacts anthropiques souligne la nature diversifiée et complexe des efforts de conservation qui devraient protéger les habitats des loups de l'Himalaya dans des paysages variés.

En ce qui concerne les impacts anthropiques sur la présence des loups, notre étude suggère que les loups de l'Himalaya font preuve d'une grande capacité d'adaptation aux paysages influencés par l'homme, occupant fréquemment des zones où l'activité humaine et les proies, en particulier le bétail, sont présentes. **La distribution des loups tend à augmenter avec une présence humaine plus importante (Kaartinen et al. 2005, Habib et al. 2013, Alexander et al. 2016), en particulier dans les pâturages de haute altitude où le bétail constitue une source de nourriture constante** (Bocci et al. 2017). **Cependant**, cette constance peut devenir un piège pour la conservation, comme l'ont souligné Lamb et al. (2017) dans des contextes similaires, qui ont constaté que les subventions en ressources à proximité des établissements humains peuvent attirer les grands carnivores dans des **pièges écologiques**, augmentant ainsi leur vulnérabilité aux conflits. Dans le contexte Himalayen, les représailles meurtrières des populations locales restent une menace importante pour la survie des loups (Chetri et al. 2020). **De plus**, dans les zones où la population humaine est clairsemée mais où le bétail est présent et où les proies sauvages sont limitées, les loups peuvent entrer en compétition avec d'autres prédateurs tels que les léopards des neiges, ce qui peut entraîner un déplacement spatial ou comportemental (Bocci et al. 2017, Kabir et al. 2017, Bai et al. 2018).

Les techniques de tamponnage, qui analysent la relation spatiale entre la faune sauvage et l'activité humaine, révèlent que les loups de l'Himalaya préfèrent les habitats éloignés des établissements humains, des routes et des perturbations. Ce comportement reflète leur forte aversion pour l'influence anthropique et leur dépendance à des zones isolées et non perturbées pour leur survie. Ce comportement est conforme aux conclusions d'autres études sur les carnivores, selon lesquelles la proximité des établissements humains, des infrastructures et des activités humaines régulières est associée à une réduction de l'adéquation de l'habitat (Carter et al. 2012, Kuijper et al. 2016). Le fait d'éviter les zones perturbées par l'homme minimise probablement les risques tels que les conflits, la persécution ou les perturbations, et peut également refléter une moindre disponibilité des proies naturelles à proximité des habitations, tandis que les loups choisissent des régions accidentées et de haute altitude, idéales pour s'abriter et chasser avec un minimum d'interférence humaine (Lyngdoh et al. 2014).

Compte tenu de cette dynamique complexe, les conflits entre les humains et la faune sauvage, notamment ceux liés à la prédation du bétail, apparaissent comme l'une des menaces les plus graves pour la survie à long terme des loups de l'Himalaya. Pour relever ce défi, il faut mettre en place des stratégies d'atténuation fondées à la fois sur la compréhension écologique et sur

des solutions communautaires. Comme le soulignent Treves et Karanth (2003), pour réussir, la conservation des carnivores doit tenir compte des perceptions locales, des incitations socio-économiques et de la planification d'une coexistence à long terme. Van Eeden et al. (2018) et Shrestha et al. (2022) soutiennent également cette approche, en mettant en avant une série d'interventions fondées sur des preuves, telles que des enclos anti-prédateurs, des programmes de compensation et des actions éducatives, qui se sont avérées efficaces pour réduire les conflits tout en préservant l'intégrité de la conservation. L'application de ces stratégies éprouvées dans le contexte himalayen est essentielle pour trouver un équilibre entre la conservation des loups et les moyens de subsistance des communautés pastorales.

En résumé, l'identification des principaux facteurs environnementaux tels que la température, les précipitations et les caractéristiques topographiques fournit des informations précieuses pour l'atténuation des conflits et la gestion du paysage. Comme l'habitat approprié pour le loup de l'Himalaya est concentré dans les régions de haute altitude, le réchauffement climatique actuel pourrait entraîner un déplacement de ces zones vers des altitudes plus élevées, réduisant ainsi la disponibilité d'habitats appropriés à des altitudes plus basses et augmentant la pression écologique sur des écosystèmes de haute altitude déjà limités. Ce déplacement vers le haut pourrait entraîner une plus grande **fragmentation** de l'habitat et des conflits potentiels entre les humains et la faune sauvage, car les loups pourraient être contraints de se réfugier dans des zones plus petites et plus isolées (Aryal et al. 2016). La planification de la conservation devrait anticiper ces changements en maintenant la connectivité altitudinale et en identifiant les **refuges climatiques** potentiels. **En outre**, bon nombre des zones hautement adaptées chevauchent les zones pastorales traditionnelles, ce qui augmente le risque de prédation du bétail et de conflits entre les humains et la faune sauvage. Pour y remédier, il faut mettre en place des stratégies d'atténuation communautaires telles que la protection du bétail, des mécanismes de compensation et l'engagement local.

Enfin, les résultats spatiaux du modèle MaxEnt peuvent soutenir le zonage des zones protégées, la conception de corridors écologiques et les efforts de surveillance ciblés au sein des ACAs, permettant ainsi une conservation plus efficace et adaptative de ce prédateur rare et important sur le plan écologique.

References

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M. and Matthiopoulos, J. 2008. Estimating space-use and habitat preference for wildlife telemetry data. – *Ecography* 31: 140–160.
- Agarwal, R. K., Kivisild, T., Ramadevi, J. and Singh, L. 2007. Mitochondrial DNA coding region sequences support the phylogenetic distinction of two Indian wolf species. – *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45: 163–172.
- Ale, S. B., Shrestha, B. and Jackson, R. (2014). On the status of snow leopard *Panthera uncia* (Schreber, 1775) in Annapurna, Nepal. – *Journal of Threatened Taxa*, 6, 5534–5543.
- Alexander, J. S., Shi, K., Tallents, L. A. and Riordan, P. 2016. On the high trail: examining determinants of site use by the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Qilianshan, China. – *Oryx* 50: 1–8.
- Alvares, F., Bogdanowicz, W., Campbell, L. A. D., Godinho, R., Hatlauf, J., Jhala, Y. V., Kitchener, A. C., Koepfli, K., Krefel, M., Senn, H., Sillero-Zubiri, C., Viranta, S. and Werhahn, G. 2019. Old World *Canis* spp. with taxonomic ambiguity: workshop conclusions and recommendations. – In: Workshop conclusions and recommendations. CIBIO, Vairão, Portugal, May 2019, http://www.canids.org/Old_world_canis_taxonomy_workshop.pdf.
- Aryal, A., Brunton, D., Ji, W., Barraclough, R. K. and Raubenheimer, D. 2016. Human–carnivore conflict: ecological and economical sustainability of predation on livestock by snow leopard and other carnivores in the Himalaya. – *Sust. Sci.* 9: 321–329.
- Bahadur Rana, D., Bahadur Karki, J., Shrestha, H., Silwal, T., Ghimire, B. and Shrestha, B. 2025. Data from: Suitable habitat of Himalayan wolf in Upper Mustang, Annapurna Conservation Area, Nepal. – Dryad Digital Repository, <https://doi.org/10.5061/dryad.573n5tbmv>.
- Bacon, L., Hingrat, Y., Jiguet, F., Monnet, A. C., Sarrazin, F. and Robert, A. 2017. Habitat suitability and demography, a time-dependent relationship. – *Ecol. Evol.* 7: 2214–2222.
- Bai, D. F., Chen, P. J., Atzeni, L., Cering, L., Li, Q. and Shi, K. 2018. Assessment of habitat suitability of the snow leopard (*Panthera uncia*) in Qomolangma National Nature Reserve based on MaxEnt modelling. – *Zool. Res.* 39: 373–386.

- Bakkenes, M., Eickhout, B. and Alkemade, R. 2006. Impacts of different climate stabilization scenarios on plant species in Europe. – *Global Environ. Change* 16: 19–28.
- Beyer, H. L., Haydon, D. T., Morales, J. M., Frair, J. L., Hebblewhite, M., Mitchell, M. and Matthiopoulos, J. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. – *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 2245–2254.
- Bocci, A., Lovari, S., Khan, M. Z. and Mori, E. 2017. Sympatric snow leopards and Tibetan wolves: coexistence of large carnivores with human-driven potential competition. – *Eur. J. Wildl. Res.* 63: 92.
- Boyce, M. S. and McDonald, L. L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. – *Trends Ecol. Evol.* 14: 268–272.
- Brouwers, N. C., Newton, A. C., Watts, K. and Bailey, S. 2010. Evaluation of buffer-radius modelling approaches used in forest conservation and planning. – *Forestry* 83: 409–421.
- Carlisle, B. H. 2005. Modelling the spatial distribution of DEM error. – *Trans. GIS* 9: 521–540.
- Carter, N. H., Shrestha, B. K., Karki, J. B., Pradhan, N. M. B. and Liu, J. 2012. Coexistence between wildlife and humans at fine spatial scales. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 109: 15360–15365.
- Chettri, M., Jhala, Y. V., Jnawali, S. R., Subedi, N., Dhakal, M. and Yumnam, B. 2016. Ancient Himalayan wolf (*Canis lupus chanco*) lineage in Upper Mustang of the Annapurna Conservation Area, Nepal. – *ZooKeys* 582: 143–156.
- Chettri, M., Odden, M. and Wegge, P. 2017. Snow leopard and Himalayan wolf: food habits and prey selection in the central Himalayas Nepal. – *PLoS One* 12: e0170549.
- Chettri, M., Odden, M., Devineau, O., McCarthy, T. and Wegge, P. 2020. Multiple factors influence local perceptions of snow leopards and Himalayan wolves in the central Himalayas, Nepal. – *PeerJ* 8: e10108.
- Collinge, S. K. 2010. Spatial ecology and conservation. – *Nature* 1: 24.
- Corradini, A., Randles, M., Pedrotti, L., van Loon, E., Passoni, G., Oberosler, V., Rovero, F., Tattoni, C., Ciolli, M. and Cagnacci, F. 2021. Effects of cumulated outdoor activity on wildlife habitat use. – *Biol. Conserv.* 253: 108818.
- Dhami, B., Bhusal, A., Neupane, B., Nishan, K. N., Lamichhane, S., Bhattacharai, D. and Shrestha, B. 2023. Fine-scale habitat characteristics influence the winter habitat use of swamp deer (*Rucervus duvaucelii*) in Shuklaphanta National Park, Nepal. – *Global Ecol. Conserv.* 47: e02648.
- Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. – *Ecography* 29: 129–151.
- Fick, S. E. and Hijmans, R. J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. – *Int. J. Climatol.* 37: 4302–4315.
- FRTC 2022. Land cover of Nepal [Data set]. – FRTC, <https://rd.sicimod.org/Home/DataDetail?metadataId=1972729>.
- GoN 1973. National Parks and Wildlife Conservation Act (2029) of 1973. Government of Nepal.
- Habib, B., Shrotriya, S. and Jhala, Y. V. 2013. Ecology and conservation of Himalayan wolf. Technical report no. TR-2013/01. – https://www.researchgate.net/publication/307931278_Ecology_and_Conservation_of_Himalayan_Wolf.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. and McDermid, G. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. – *Ecol. Monogr.* 78: 141–166.
- Hirzel, A. H. and Lay, G. L. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. – *J. Appl. Ecol.* 45: 1272–1381.
- Holt, C. D. S., Nevin, O. T., Smith, D. and Convery, I. 2018. Environmental niche overlap between snow leopard and four prey species in Kazakhstan. – *Ecol. Inform.* 48: 97–103.
- Joshi, B. D., Lyngdoh, S., Singh, S. K., Sharma, R., Kumar, V., Tiwari, V. P., Dar, S. A., Maheswari, A., Pal, R., Bashir, T., Reshamwala, H. S., Shrotriya, S., Sathyakumar, S., Habib, B., Kvist, L. and Goyal, S. P. 2020. Revisiting the woolly wolf (*Canis lupus chanco*) phylogeny in Himalaya: addressing taxonomy, spatial extent and distribution of an ancient lineage in Asia. – *PLoS One* 15: e0231621.
- Kaartinen, S., Kojola, I. and Colpaert, A. 2005. Finnish wolves avoid roads and settlements. – *Ann. Zool. Fenn.* 42: 523–532.
- Kabir, M., Hameed, S., Ali, H., Bosso, L., Din, J. U., Bischof, R., Redpath, S. and Nawaz, M. A. 2017. Habitat suitability and movement corridors of grey wolf (*Canis lupus*) in northern Pakistan. – *PLoS One* 12: e0187027.
- Karanth, K. U., Srivathsa, A., Vasudev, D., Puri, M., Parameshwaran, R. and Kumar, N. S. 2017. Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. – *Proc. R. Soc. B* 284: 20161860.
- Kellner, C. J., Brawn, J. D. and Karr, J. R. 1992. What is habitat suitability and how should it be measured? – In: McCullough, D. R. and Barrett, R. H., (eds), *Wildlife 2001: Populations*. – Springer, pp. 476–488.
- Kuijper, D. P., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K. and Cromsigt, J. P. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. – *Proc. R. Soc. B* 283: 20161625.
- Lama, R. P., Ghale, T. R., Regmi, G. R., Suwal, M. K. and Lama, T. 2017. Return of the wolf to the Nyesyang Valley, Manang District, Nepal. – *Canid Biol. Conserv.* 20: 28–31.
- Lamb, C. T., Mowat, G., McLellan, B. N., Nielsen, S. E. and Boutin, S. 2017. Forbidden fruit: human settlement and abundant fruit create an ecological trap for an apex omnivore. – *J. Anim. Ecol.* 86: 55–65.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. and Ronce, O. 2010. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 321–350.
- Linnell, J. D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R. and Kaltenborn, B. 2020. The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. – *Biol. Conserv.* 244: 108500.
- Lyngdoh, S., Shrotriya, S., Goyal, S. P., Clements, H., Hayward, M. W. and Habib, B. 2014. Prey preferences of the snow leopard (*Panthera uncia*): regional diet specificity holds global significance for conservation. – *PLoS One* 9: e88349.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., MacDonald, T. L. and Erickson, W. P. (eds) 2002. *Resource selection by animals*. – In: *Statistical design and analysis for field studies*, 2nd ed. – Kluwer Academic Publisher.
- McCullagh, P. and Nelder, J. A. 1989. *Generalized linear models*, 2nd ed. – Chapman and Hall/CRC.
- Mishra, C., Van Wieren, S. E., Ketner, P., Heitkönig, I. M. A. and Prins, H. H. T. 2004. Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian trans-Himalaya. – *J. Appl. Ecol.* 41: 344–354.
- Namgail, T., Fox, J. L. and Bhatnagar, Y. V. 2004. Habitat segregation between sympatric Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and

- blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian trans-Himalaya. – *J. Zool.* 262: 57–63.
- Neupane, B., Dhami, B., Bista, S., Sadadev, B. M., Regmi, S., Shrestha, S., Shrestha, B., Traxmandlová, I., Varachova, S. and Kindlmann, P. 2022. Ecological factors determining barking deer distribution and habitat use in the mid-hills of Nepal. – *Front. Ecol. Evol.* 10: 894369.
- Ottaviani, D., Lasinio, G. J. and Boitani, L. 2004. Two statistical methods to validate habitat suitability models using presence-only data. – *Ecol. Modell.* 179: 417–443.
- Pahari, S., Joshi, R. and Poudel, B. 2021. Human–wolf (*Canis lupus*) conflict in upper Mustang of Annapurna Conservation Area, Nepal. – *GJNR* 4: 103–119.
- Panta, M., Dhami, B., Shrestha, B., Kc, N., Raut, N., Timilsina, Y. P., Khanal Chhetri, B. B., Khanal, S., Adhikari, H., Varachova, S. and Kindlmann, P. 2023. Habitat preference and distribution of Chinese pangolin and people's attitude to its conservation in Gorkha District, Nepal. – *Front. Ecol. Evol.* 11: 1081385.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. and Townsend Peterson, A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. – *J. Biogeogr.* 34: 102–117.
- Peterson, C. J., Mitchell, M. S., DeCesare, N. J., Bishop, C. J. and Sells, S. S. 2021. Habitat selection by wolves and mountain lions during summer in western Montana. – *PLoS One* 16: e0254827.
- Phillips, S. J. and Dudík, M. 2008. Modelling of species distribution with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. – *Ecography* 31: 161–175.
- Phillips, S. J. and Elith, J. 2013. On estimating probability of presence from use–availability or presence background data. – *Ecology* 94: 1409–1419.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. and Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. – *Ecol. Modell.* 190: 231–259.
- Phillips, S. J., Dudík, M. and Schapire, R. E. 2018. MaxEnt software for modelling species niches and distributions [ver. 3.4.1]. – American Museum of Natural History, http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent.
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlshaw, G. and Mace, G. M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. – *Proc. R. Soc. B* 267: 1947–1952.
- Reshamwala, H. S., Bhattacharya, A., Khan, S., Shrotriya, S., Lyngdoh, S. B., Goyal, S. P., Kanagaraj, R. and Habib, B. 2022. Modelling potential impacts of climate change on the distribution of woolly wolf (*Canis lupus chanco*). – *Front. Ecol. Evol.* 10: 815621.
- Riley, S. J., DeGloria, S. D. and Elliot, R. 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. – *Intermountain J. Sci.* 5: 23–27.
- Ripley, B. D. 1996. Pattern recognition and neural networks. – Cambridge Univ. Press.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M. and Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. – *Science*, 343, 1241484.
- Rovero, F., Martin, E., Rosa, M., Ahumada, J. A. and Spitale, D. 2014. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. – *PLoS One* 9: e103300.
- Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spat. Inf. Sci. B2: 593–596.
- van Eeden, L. M., Crowther, M. S., Dickman, C. R., Macdonald, D. W., Ripple, W. J., Ritchie, E. G. and Newsome, T. M. 2018. Managing conflict between large carnivores and livestock. – *Conserv. Biol.* 32: 26–34.
- Vijayan, S., Morris, D. W. and McLaren, B. E. 2012. Prey habitat selection under shared predation: tradeoffs between risk and competition? – *Oikos* 121: 783–789.
- Werhahn, G., Senn, H., Kaden, J., Joshi, J., Bhattarai, S., Kusi, N., Sillero-Zubiri, C. and Macdonald, D. W. 2017. Phylogenetic evidence for the ancient Himalayan wolf: towards a clarification of its taxonomic status based on genetic sampling from western Nepal. – *R. Soc. Open Sci.* 4: 170186.
- Sarkar, M. S., Krishnamurthy, R., Johnson, J. A., Sen, S. and Saha, G. K. 2017. Assessment of fine-scale resource selection and spatially explicit habitat suitability modelling for a re-introduced tiger (*Panthera tigris*) population in central India. – *PeerJ* 5: e3920.
- Sarkar, S. K., Esraz-Ul-Zannat, M., Das, P. C. and Ekram, K. M. M. (2022). Delineating the groundwater potential zones in Bangladesh. – *Water Supply*, 22, 4500–4516.
- Sharma, D. K., Maldonado, J. E., Jhala, Y. V. and Fleischer, R. C. (2004). Ancient wolf lineages in India. *Proceedings of the Royal Society of London. – Series B: Biological Sciences*, 271, S1–S4.
- Sharma, R. K., Bhatnagar, Y. V. and Mishra, C. 2015. Does livestock benefit or harm snow leopards? – *Biol. Conserv.* 190: 8–13.
- Shrestha, B. 2006. Status, distribution and potential habitat of Himalayan tahr (*Hemitragus jemlahicus*) and conflict areas with livestock in Sagarmatha National Park, Nepal. – *N. J. Sci. Tech.* 7: 27–33.
- Shrestha, B., Aihartza, J. and Kindlmann, P. (2018). Diet and prey selection by snow leopards in the Nepalese Himalayas. – *PLoS One*, 13, e0206310.
- Shrestha, B. and Kindlmann, P. 2020. Implications of landscape genetics and connectivity of snow leopard in the Nepalese Himalayas for its conservation. – *Sci. Rep.* 10: 19853.
- Shrestha, B. and Kindlmann, P. 2022a. Description of the study areas. – In: Kindlmann, P. (ed.), *Snow leopards in Nepal. Predator–prey systems on the top of the world*. Springer, pp. 203–211.
- Shrestha, B. and Kindlmann, P. 2022b. Assessment of the suitability of particular areas in Nepal for snow leopard based on MaxEnt modelling. – In: Kindlmann, P. (ed.), *Snow leopards in Nepal. Predator–prey systems on the top of the world*. – Springer, pp. 141–159.
- Shrestha, B., Khatri, T. B., Rana, D. B., Karki, J. B. and Kindlmann, P. 2022. Snow leopard–human conflict and effectiveness of mitigation measures. – In: Kindlmann, P. (ed.), *Snow leopards in Nepal*. – Springer, pp. 177–201.
- Subba, S. A., Shrestha, A. K., Thapa, K., Malla, S., Thapa, G. J., Shrestha, Su., Shrestha, Sh., Subedi, N., Bhattarai, G. P. and Ottvall, R. 2017. Distribution of grey wolves *Canis lupus lupus* in the Nepalese Himalaya: implications for conservation management. – *Oryx* 51: 403–406.
- Sutton, L. J., Anderson, D. L., Franco, M., McClure, C. J. W., Miranda, E. B. P., Vargas, F. H., Vargas González, J. J. and Puschendorf, R. 2023. Prey resources are equally important as climatic conditions for predicting the distribution of a broad-ranged apex predator. – *Divers. Distrib.* 29: 613–628.
- Thapa, K., Jackson, R., Gurung, L., Acharya, H. B. and Gurung, R. K. 2021. Applying the double observer methodology for accessing blue sheep population size in Nar Phu valley, Annapurna Conservation Area, Nepal. – *Wildl. Biol.* 2021: wlb-00877.
- Treves, A. and Karanth, K. U. 2003. Human–carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. – *Conserv. Biol.* 17: 1491–1499.
- Uddin, K., Chaudhary, S., Chettri, N., Kotru, R., Murthy, M., Chaudhary, R. P., Ning, W., Shrestha, S. M. and Gautam, S. K. 2015. The changing land cover and fragmenting forest on the roof of the world: a case study in Nepal's Kailash sacred landscape. – *LAUP* 141: 1–10.
- Vahidnia, M. H., Alesheikh, A., Alimohammadi, A. and Bassiri, A. 2008. Fuzzy analytical hierarchy process in GIS application. –
- Werhahn, G., Kusi, N., Li, X., Chen, C., Zhi, L., Lázaro Martín, R., Sillero-Zubiri, C. and Macdonald, D. W. 2019a. Himalayan wolf foraging ecology and the importance of wild prey. – *Global Ecol. Conserv.* 20: e00780.
- Werhahn, G., Kusi, N., Sillero-Zubiri, C. and MacDonald, D. W. 2019b. Conservation implications for the Himalayan wolf *Canis (lupus) himalayensis* based on observations of packs and home sites in Nepal. – *Oryx* 53: 663–669.
- Werhahn, G. et al. 2020. Himalayan wolf distribution and admixture based on multiple genetic markers. – *J. Biogeogr.* 47: 1272–1285.
- Yi, Y. J., Cheng, X., Yang, Z. F. and Zhang, S. H. 2016. MaxEnt modelling for predicting the potential distribution of endangered medicinal plant (*H. riparia* Lour) in Yunnan, China. – *Ecol. Eng.* 92: 260–269.