

Sélection et réutilisation des sites de rendez-vous des loups *Canis lupus* du nord-est des Apennins, en Italie

Selection of rendezvous sites and reuse of pup raising areas among wolves *Canis lupus* of north-eastern Apennines, Italy

Claudia CAPITANI, Luca MATTIOLI, Elisa AVANZINELLI, Andrea GAZZOLA,
Paolo LAMBERTI, Lorenza MAURI, Massimo SCANDURA, Alessia VIVIANI
and Marco APOLLONIO*

Acta Theriologica Vol. 51 (4) : 395-404, 2006

Résumé

Une analyse à grande échelle a été réalisée pour connaître la sélection des sites de rendez-vous et la fidélité aux zones d'élevage des louveteaux des meutes de loups *Canis lupus* Linnaeus, 1758 habitants le nord-est des Apennins, en Italie. De 1993 à 2004, 44 sites de rendez-vous ont été identifiés et comparés aux sites gérés pour les variables liées à la topographie, à l'habitat et à la présence humaine. Les sites de rendez-vous étaient nettement plus fréquents dans les zones protégées et à une beaucoup plus grande distance des routes pavées et les villages que les sites au hasard. De plus, ils ont été localisés sur une pente significative et raide à une altitude plus élevée que celle des sites au hasard, alors que nous n'obtenions pas de sélection d'aspect particulier. Les forêts de feuillus ont été sélectionnées alors que les zones ouvertes n'étaient pas utilisées. Une couverture forestière de 70% a été positivement sélectionnée. La distance des zones protégées et des routes revêtues, et la présence de forêts de feuillus se sont avérées les facteurs principaux affectant la distribution des sites de rendez-vous. Dans quatre cas, nous avons observé la réutilisation des mêmes sites de rendez-vous deux années consécutives. Certaines meutes avaient tendance à localiser leurs sites de RDV dans de petites parties de leur territoire, ce qui implique que certains domaines sont plus aptes à élever les jeunes.

INTRODUCTION

Le loup est une espèce largement répandue et adaptable parmi les mammifère terrestre, capable de coloniser différents habitats et de tolérer un certain niveau de perturbations humaines (Mech et Boitani 2003). L'expansion de la population est liée à l'opportunité de former de nouveaux couples et de se reproduire (Fuller et al. 2003). Comme la mortalité des jeunes a lieu le plus souvent au cours des six premiers mois de leur vie, le choix des sites de mise bas et des zones d'élevage des petits peut affecter le taux de réussite de la reproduction (Harrington et Mech, 1982a).

Comparé à d'autres aspects de l'écologie du loup, à ce jour, peu d'études ont été réalisées sur la sélection des sites d'élevage et de mise bas. Mech (1970) a rapporté la description générale des tanières comme des terriers dans le sol, généralement dans un sol sableux ou en agrandissant les terriers d'autres animaux, sur la base d'informations collectées par certains chercheurs qui ont trouvé et visité des tanières (Young 1944, Murie 1944, Joslin 1966, Jordan et al. 1967). Ces auteurs ont également décrit les aires d'activité utilisées par les loups pour laisser leurs petits après

l'abandon des terriers. Ces zones sont des **sites de rendez-vous** définis et se trouvaient directement (Murie 1944, Young 1944) ou par le biais de hurlements provoqués (Joslin 1967) ou par suivi radio (Kolenoski et Johnston 1967). Certaines études récentes ont étudié les facteurs plus importants affectant la distribution des sites de rendez-vous, en tenant compte de variables telles que la température, la composition du sol, la végétation et le couvert forestier (Ballard et Dau 1983, Fuller 1989, Norris et al. 2002, Theuerkauf et al. 2003), et en tenant compte de la taille de la meute (Ciucci et Mech 1992), le degré de perturbation humaine (Chapman 1977, Thiel et al. 1998) et la disponibilité des proies (Hard et Williams 1992, Boertje et Stephenson 1992). Cependant, la plupart des personnes citées dans ces études ont spécifiquement concerné les sites seuls, quelques-uns ont pris en compte les sites de rendez-vous, où les étapes significatives du développement des louveteaux. De plus, presque toutes les études proviennent d'Amérique du Nord, dans des zones naturelles éloignées des établissements humains, alors que seul quelques une ont été effectuées en Europe orientale, un seul au sujet de la sélection de l'habitat (Theuerkauf et al. 2003), et aucun

dans le sud de l'Europe. Par rapport à certaines zones nord-américaines et d'Europe orientale où les études citées ont été effectués, les habitats occupés par les loups Italiens sont fragmentés et présentent un fort niveau de présence humaine. Récemment le retour et l'expansion des populations de loups en Italie a entraîné une zone de chevauchement entre eux et les humains, et une augmentation des conflits avec les chasseurs ainsi qu'avec des troupeaux de berger (Fico et al. 1993, Cozza et al. 1996, Ciucci et Boitani 1998, Capitani 2005). Dans ce texte, nous nous attendions à ce que la nécessité d'éviter la présence humaine influencerait sur le choix des zones où élever les petits, en sélectionnant un accès distant et des zones limitées. En outre, nous nous attendions à ce que, dans les régions montagneuses, la géographie (élévation, pente, et aspect) influencerait la sélection des sites de rendez-vous pour trouver un compromis entre l'isolement face au danger et la proximité des ressources, et se déplacer facilement sur le territoire. De 1993 à 2004, nous avons recueilli des données sur la dynamique des meutes de loups dans la province d'Arezzo, au nord-est de la Toscane (Apollonio et al. 2004, Capitani 2005). Un vaste réseau d'espaces protégés est présent dans la province et comprend en partie l'aire de distribution des loups. Ces zones protégées fournissent des sites appropriés pour le loup à l'intérieur de leurs aires, mais comme leurs dimensions sont petites les zones à loups présentes également une présence humaine. Nous avons effectué une analyse au niveau du paysage des sites utilisés par les loups pendant la saison d'élevage des petits afin d'évaluer : (1) la sélection des sites de rendez-vous en ce qui concerne la répartition des zones protégées, la topographie, l'habitat et la présence humaine et les facteurs connexes ; et (2) la réutilisation des sites de rendez vous.

RESULTATS

Au cours de la période d'étude, nous avons obtenu 109 meutes avec des jeunes en été, à l'aide de hurlements provoqués ($n = 81$) et d'observations visuelles ($n = 28$), et avons identifié 44 sites de rendez vous (Fig. 2). La distance moyenne entre les sites de rendez-vous contigus était en moyenne de $11,1 \pm 1,8$ km (moyenne \pm écart type) sur six ans.

La fréquence des sites de rendez vous dans les zones protégées (77,7%) était nettement supérieure à celle des parcelles tirées au hasard (45,5%) (Pearson Test du χ^2 : $X^2=9,39$, $p<0,01$). Les distances des zones protégées étaient significativement plus courtes pour les parcelles avec des sites de RDV que pour les parcelles tirées au hasard (tableau 1), et 57% des sites de rendez-vous ont été localisés à une distance de 0,5 km (extérieur ou intérieur) de la frontière. La taille des zones protégées, y compris les sites de rendez-vous a une superficie moyenne de 45,6 km² (4,6–145,8 km²), supérieure à 16 km² dans tous les cas hormis un ; la petite région est à 2 km d'un parc national mais constitue une zone de chasse interdite (Fig. 2).

Les parcelles contenant des sites de rendez-vous étaient à une altitude nettement plus élevée et sur des pentes plus abruptes que les parcelles tirées au hasard, alors qu'elles ne différaient pas d'aspect (Table 1). En considérant les variables liées à la présence humaine, nous avons trouvé une distance entre les parcelles

contenant les sites de RDV et les villages et les routes pavées relativement courte, bien que nettement supérieure que pour les parcelles tirées au hasard (tableau 1).

En général, les résultats concernant les variables d'habitat suggéraient une préférence pour les zones forestières alors que les zones ouvertes n'étaient pas utilisées. En fait, le rapport de sélection indiquait une sélection positive de forêt de feuillus ($w \pm IC = 1,4 \pm 0,3$) et a suggéré que l'utilisation était égale à la disponibilité de forêts mixtes de conifères et d'arbustes, bien que les résultats n'aient pas été jugés importants, la taille de l'échantillon était petite. Une couverture forestière >70% a été sélectionnée positivement ($w \pm IC = 1,6 \pm 0,5$), alors que l'utilisation de 40 à 70% des catégories de couverture était inférieure à sa disponibilité ($w \pm IC = 0,6 \pm 0,3$).

Le rapport de sélection indique que l'emplacement du site de rendez-vous entre 40% et 70% de la plage d'altitude disponible de la vallée était significativement préféré ($w \pm IC = 1,8 \pm 0,7$), alors qu'en dessous de 40% de la plage altitudinale était évité ($w \pm IC = 0,2 \pm 0,2$). Au contraire, nous avons constaté que les sites de rendez-vous n'étaient pas plus proches des points de connexion entre les arêtes principales et secondaires que des points aléatoires sur les crêtes (t -test : $t = 0,318$, $p = 0,775$).

Nous avons créé des modèles de gestion locale pour évaluer l'influence relative sur le site de rendez-vous par sélection de variables liées aux conditions environnementales, la présence humaine et la protection contre la chasse. Pour éviter le problème de multicollinéarité, nous avons entré dans les modèles les variables suivantes : distance entre espaces protégés, distance des routes goudronnées, distance des piste forestières, éloignement des chemins, aspect et couverture de la canopée. Le meilleur modèle (poids AICc = 0,80) inclus la distance avec la frontière de la zone protégée, la distance des routes goudronnées, la distance du sentier et le couvert forestier (Table 2). Les coefficients de distance par rapport à la frontière de la zone protégée et la distance par rapport aux chemins étaient négatifs, ce qui suggère une diminution de la probabilité d'un site d'être un site de RDV de plus en plus face à une augmentation de ces distances. Au contraire, les coefficients de la distance des routes goudronnées et de la couverture forestière étaient positifs, indiquant que les sites de RDV sont plus susceptibles de se situer là où la distance des routes goudronnées et du couvert forestier augmente.

Parmi les 11 meutes étudiées, nous avons observé la réutilisation du même site de RDV pour quatre d'entre elle, à savoir Ac, Cf, Pms et Vs (Fig. 2). A l'exception de deux années, Vs a sélectionné des sites dans différentes parties de son territoire, chaque année depuis 1993, jusqu'en 2004. Au contraire, les packs Ac, Cf et Pms en général, ont montré une tendance à choisir des sites proches et dans le même côté de la vallée. Pour la meute Ac toutes les parcelles avec un site de RDV cartographiées de 1999 à 2003 se sont partiellement chevauchées et la distance moyenne entre leurs localisations était de $0,4 \pm 0,2$ km. Nous avons trouvé deux sites de RDV utilisés par la meute Cf, un site de juin à juillet et un autre du mois d'août au mois de septembre. Le premier groupe comprend un site utilisé en 1994 et 1999 et un site utilisé en 1993, situés à 0,8 km. Le deuxième

groupe comprenait des sites de rendez-vous situés pendant quatre années sur sept à une distance moyenne entre eux était de $0,9 \pm 0,4$ km, la meute Pms a réutilisé le même site en 2001 et 2003 alors qu'en 2004 il était situé à 0,4 km. Dans 1999 et 2002, en revanche, nous avons trouvé la meute Pms dans une autre vallée, à 3,5 km. Les deux sites distants de 1,1 km, mais dans le même système de falaise. Nous avons localisé la meute Pmc sur trois sites sur le même côté de rivière : deux sites localisés en 2001 et 2002 étaient à 0,4 km de distance, alors que le troisième, localisée en 2004, se trouvait à environ 1,2 km des autres. En 1998, en revanche, la meute se trouve sur un site dans une vallée à 5,5 km distance. Pour la meute Al, nous avons obtenu des localisations dispersées tout au long de la période d'études, dont la distance moyenne était de $3,3 \pm 1,7$. Les autres meutes suivies ont été détectées avec des louveteaux une seule fois, elles n'ont donc pas été contraintes de participer à cette analyse.

DISCUSSION

Pour les études conduites en Amérique du Nord, les caractéristiques de l'habitat telles que la présence d'un type de végétation particulier, la présence d'eau à proximité, ou la structure de la canopée, ont été jugés comme facteurs cruciaux influençant la distribution des sites de RDV (Joslin 1967, Kolenoski et Johnston 1967, Ballard et Dau 1983, Fuller 1989, Mech 1970, McLoughlin et al. 2004). Cependant, dans la forêt vierge Bialowieza, où l'activité humaine dans l'aire de présence du loup est plus élevée, Theuerkauf et al. (2003) ont constaté que la répartition des terrains et des routes publiques déterminait principalement la sélection des sites de RDV des loups, alors que les caractéristiques d'habitat n'ont joué qu'un rôle secondaire.

Dans notre zone d'étude, la sélection des sites de RDV a semblé influencer par la répartition des aires protégées et des forêts, ainsi que la présence humaine, alors que les facteurs environnementaux se sont avérés moins importants.

Ballard et Dau (1983) ont trouvé que les sites de rendez-vous étaient généralement orientés vers le sud ou à l'est pour améliorer l'exposition au soleil et ils ont décrit les sites de RDV comme des aires avec une ouverture semi-ouverte peut être insérée dans des clairières. Au contraire, nous n'avons pas fait de choix pour une exposition particulière, alors que nous avons constaté la présence de forêts de feuillus et du couvert forestier >70%. Ces constatations suggèrent que dans notre zone d'étude, les loups pourraient préférer des zones qui fournissent de l'ombre par rapport à la chaleur de la journée des hautes températures d'été.

Dans notre zone d'étude, nous n'avons trouvé aucune relation entre les sites de rendez-vous et leur proximité avec les connexions entre les crêtes, qui pourrait être important en ce qu'elle améliorerait les mouvements des loups sur leur territoire. Au contraire, nous avons constaté que la plage d'élévation et la pente semblait affecter la distribution spatiale des sites de rendez-vous. Ces deux variables étaient négativement liées aux distances des zones protégées, des zones pavées et des villages, et selon les résultats de l'analyse logistique, ces variables seules ne pourraient pas expliquer la distribution des sites de rendez-vous. Nous suggérons donc que le choix des sites proches des aires protégées et loin des facteurs liés à la présence humaine pourrait affecter la

sélection des altitudes plus élevées et des pentes plus abruptes.

Les variables liées à la présence de zones protégées et des humains ont en fait montré la relation forte pour la sélection des sites rendez-vous et ont été inclus dans le meilleur modèle logistique. Le rôle relatif de ces facteurs peut être discuté par deux points de vue différents. Selon le premier, les loups ont choisi des régions éloignées de la présence humaine, d'où sa proximité ou à l'intérieur des zones protégées a été causée par le degré d'isolement de ces zones. Selon le second, les loups ont sélectionné des zones protégées parce qu'elles ont fourni protection et ressources alimentaires et, par conséquent, les sites de rendez-vous étaient plus éloignés des routes pavées et des villages.

Les facteurs liés à la présence de l'homme ont été préalablement signalés comme ayant un impact sur toute la distribution des loups, en Amérique du Nord (Mladenoff et al. 1995) et en Italie (Massolo et Meriggi 1998). Dans la forêt de Bialowieza, Theuerkauf et al. (2003) ont observé une sélection positive des tanières et des sites de rendez-vous éloignés des routes très fréquentées et des villages. Dans la zone surveillée pour l'étude il existe les plus faibles densités de routes ($0,5$ km/km² et $1,7$ km/km² routes pavées et routes non pavées, respectivement) et de villages ($0,1$ km²/100 km²), de la province d'Arezzo. Néanmoins la distance des sites de rendez-vous vis à vis des routes goudronnées et des villages était nettement plus élevée que les sites aléatoires, ce qui suggère que les loups évitent la présence humaine pendant la saison d'élevage des petits. Même si les collisions de véhicules sont la principale cause de mortalité chez les jeunes (Capitani 2005), nous avons trouvé une corrélation négative avec la distance des chemins, ce qui signifie que les sites de rendez-vous ont tendance à être placés à proximité de ces petites routes. Ceci peut être parce que l'utilisation de ces routes est commune pour les loups (Mech 1970, Peters 1979) et qu'elles sont très répandues dans notre zone d'étude, car elles représentent généralement les liaisons les plus directes et les plus faciles entre les différentes parties de leur territoire. Le modèle suggère également une corrélation négative de la distance entre les zones protégées et les sites de rendez-vous.

Dans cette étude, les loups ont choisi des sites choisis au préalable à côté ou près des zones protégées. Dans l'aire de répartition du loup dans la province d'Arezzo les zones protégées les plus nombreuses sont les zones de non-chasse, où l'accès aux touristes ou aux ramasseurs de champignons ou de noisettes n'est pas limité. À l'extérieur, la chasse se pratique d'août à février. L'activité de chasse n'a pas d'impact direct sur les loups pendant la saison d'élevage des jeunes, mais le reste de l'année, c'est la principale cause de mortalité chez les loups adultes (Capitani 2005). Il est donc probable que leur choix d'élever des louveteaux sera influencé. Nous avons constaté que le niveau de protection n'a pas eu une grande influence sur le choix de la région ; les meutes ont utilisé les zones protégées. Il n'y a pas de différence entre les deux statuts de protection, réserves naturelles et zones de non-chasse provinciales. Sur les collines récemment recolonisées près de la ville d'Arezzo, une meute avec des jeunes a été située en été à l'intérieur d'un parc de chasse clôturé, où l'accès est limité pour quelques personnes, la densité sauvage

d'ongulés est assez élevée et la chasse est à peine pratiquée. Cette ferme a été préférée à une zone protégée à proximité, peut-être parce qu'elle était moins perturbée par les humains, mais surtout parce qu'il y avait une grande utilité des ongulés et que la clôture facilitait la chasse des proies. Cette découverte suggère que la localisation de sites de RDV peut être également lié à la disponibilité des ressources trophiques (voir Heard et Williams 1992, Ciucci et Mech 1992). Tout au long de notre zone d'étude, la densité des ongulés sauvages est assez élevée et les sangliers sauvages, qui sont généralement la principale proie des loups dans la région, sont plus abondants dans les zones protégées. Cependant, au cours de l'été, l'utilisation du sanglier diminue généralement, alors que les chevreuils nouveaux-nés deviennent une proie majeure, en particulier les faons de chevreuil (Mattioli et al. 2004, Capitani et al. 2004), et la densité du chevreuil est plus élevée dans les zones protégées. Nous suggérons donc que le besoin d'isolement et de protection contre le l'impact potentiel humain est le facteur le plus important pour la sélection de sites de rendez-vous dans notre zone d'étude, alors que les besoins alimentaires ont joué un rôle secondaire. La localisation des sites de rendez-vous à proximité des limites des zones protégées représente peut-être une stratégie visant à assurer une protection

raisonnable des louveteaux, tout en restant à proximité de proies plus abondantes.

La réutilisation de certains sites de rendez vous et la tendance de certaine meute à localiser ces sites sur une petites parties de leur territoire semblent montrer que certains sont plus aptes à élever leurs louveteaux. Ballard et Dau (1983) et Mech (1970) ont proposé que l'utilisation répétée des tanières par les loups implique qu'ils sont des éléments précieux de l'habitat. Ciucci et al. (1997) suggèrent que dans les Abruzzes, en Italie, une meute de loups ne change jamais de site de rendez-vous pendant l'été en raison de son emplacement optimal, à la distance maximale des villages et à la distance minimale des décharges où les loups se nourrissent des ordures. L'utilisation répétée de sites de rendez-vous pourrait aussi être une conséquence de fidélité reproductrice du couple, comme pour le choix de l'emplacement des tanières (Mech et Packard 1990, Ciucci et Mech 1992). Dans notre étude, par analyse moléculaire Scandura (2004) a trouvé une correspondance totale entre la persistance du mâle alpha potentiel et l'utilisation d'une certaine zone d'élevage des louveteaux habituel de la meute. Cependant, un résultat opposé a été trouvé pour le pack Al, qui change de site de rendez-vous chaque année, malgré la longue persistance du mâle alpha potentiel.

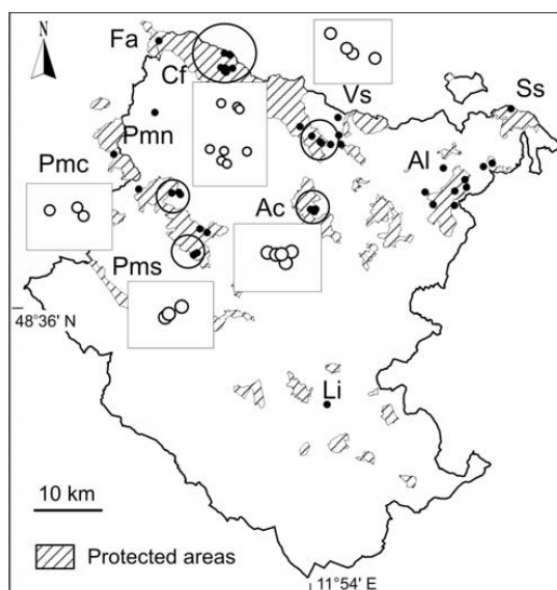


Fig. 2. Locations of wolf rendezvous site plots (dots) in Arezzo province, Italy, from 1993 to 2004. Rendezvous plots located at small distance are shown in the boxes on a greater scale (the horizontal line represents 1 km of distance). The monitored packs are labelled as follows: Ac – Alp of Catenaia, Al – Alp of Luna, Cf – Camaldoli Forest, Fa – Mt. Falterona, Li – Mt. Lignano, Pmn, Pmc, Pms – Mt. Pratomagno north, central and south, respectively; Ss – Mt. Sasso Simone, Vs – Vallesanta.