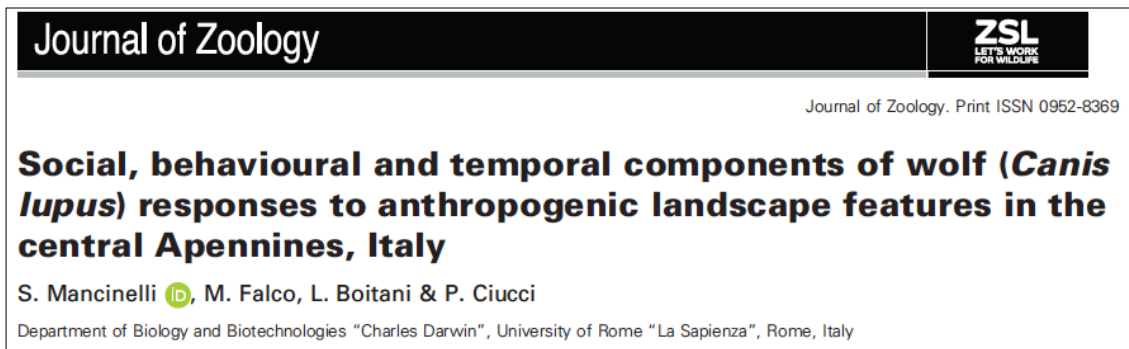


Composantes sociales, comportementales et temporelles du loup (*Canis lupus*) en réponse aux caractéristiques de paysages anthropiques dans le centre des Apennins en Italie



INTRODUCTION

L'empreinte humaine sur les paysages naturels est le problème le plus pressant en écologie faunique et les environnements modifiés par l'homme représentent actuellement le terrain de jeu des principaux défis de conservation (Sanderson et al., 2002). Dans cette perspective, un premier pas consiste à comprendre le processus complexe de la coexistence homme-faune et repose sur la définition des relations faune-habitat en tant que fonction de facteurs environnementaux et anthropiques interreliés. Les éléments linéaires tels que les routes sont bien connus pour faire partie des formes les plus répandues de perturbations anthropiques (Coffin, 2007). Globalement, les mammifères terrestres avec des domaines vitaux de grande taille sont particulièrement sensibles aux effets négatifs des routes (Rytwinski & Fahrig, 2012), allant d'une augmentation de mortalité liée aux collisions (Coffin, 2007) à l'altération du comportement individuel due à l'augmentation de l'accès de l'homme aux zones non perturbées (Trombulak et Frissell, 2001). En même temps, de nombreux animaux comme les grands carnivores se sont avérés localement capable de tirer parti des réseaux routiers dans divers environnements (par exemple, *Ursus arctos*: Mace et al., 1996; *Puma concolor*: Dickson, Jenness & Beier, 2005; *Lycan pictus*: Abrahms et al., 2016).

Parmi les grands carnivores, le loup (*Canis lupus*) semble réagir à la fois négativement et positivement aux routes le long d'un gradient de perturbations anthropiques dans son aire de répartition. La perception des loups sur les routes est influencée par la densité de route et les niveaux d'utilisation humaine (volume de trafic), et ce dernier risque est ressenti par les loups comme un stimulus perturbateur comparable au risque de prédation (Frid & Dill, 2002). Le risque de prédation est bien documenté pour influencer le comportement d'un animal dans l'espace et dans le temps (Lima & Dill, 1990) et d'induire des compromis entre évitement de risques et autres activités qui améliorent la condition physique individuelle, l'alimentation et la reproduction (Altendorf et al., 2001; Creel et al., 2007). En conséquence, les loups évitent généralement les autoroutes et les routes principales (Kaartinen, Kojola & Colpaert, 2005; mais voir

Blanco & Cortes, 2007; Gurarie et al., 2011), où l'activité humaine et les risques connexes de mortalité humaine sont élevés, alors qu'ils utilisent souvent des routes non améliorées (pistes) pour se déplacer (Whittington, St Clair & Mercer, 2005; Zimmermann et al., 2014). La réponse des loups aux routes à faible niveau de trafic impliquent un compromis entre le besoin d'éviter les humains et les avantages potentiels liés à la facilité de déplacement, aux patrouilles du territoire (Zub et al., 2003; Barja, de Miguel & Bàrcena, 2004), ou pour améliorer les taux de rencontre des proies (Hebblewhite et al., 2005; Whittington et al., 2011). Néanmoins, cette réponse est souvent modulé par un effet circadien, comme on sait que les loups évitent les routes pendant la journée, lorsque les activités humaines sont à leur apogée. En conséquence, le biais nocturne de l'utilisation de la route a été signalé pour les loups en Europe et en Amérique du Nord (Nowak et al., 2007; Hebblewhite et Merrill, 2008; Zimmermann et al., 2014).

Outre les routes, les villages devraient également affecter le comportement des loups (Karlsson et al., 2007). Bien que les loups placent généralement leurs territoires dans des zones caractérisées par de faibles infrastructures et population humaine (par exemple Theuerkauf, Rouys & Jedrzejewski, 2003; Jedrzejewski et al., 2005; Kaartinen et al., 2005), dans les environnements modifiés par l'homme, les loups ne se déplacent pas toujours nécessairement loin des zones habitées, surtout si ces zones présentent des densités de proies (Kojola et al., 2016) ou offrent une disponibilité de ressources alimentaires anthropiques (Ciucci et al., 1997). Comme prévu, et comme déjà notée pour les routes, les réponses des loups vis à vis des villages sont également connues pour varier entre le jour et la nuit, avec des loups qui en général les approchent la nuit (Ciucci et al., 1997; Kojola et al., 2016), car susceptibles de tirer parti d'une activité humaine réduite avec les risques associés (Gaynor et al., 2018). Les réponses des loups aux caractéristiques du paysage anthropique (ci-après, les caractéristiques anthropiques) doivent également être analysées tout en tenant compte du contexte environnemental dans lequel ils sont implantés. En milieu de montagne, par exemple, les routes peuvent faciliter

les mouvements des loups selon les caractéristiques d'habitat, telles que les pentes abruptes, la couverture de neige et le sous-étage de végétation (par exemple, Ciucci, Masi & Boitani, 2003; Whittington, St Clair et Mercer, 2004). Dans cet objectif, la modélisation de la sélection de l'habitat représente un outil d'analyse idéal pour étudier les réponses comportementales des loups, tout en fournissant des implications pratiques pour la planification de la conservation (par exemple: Houle et al., 2010; Dellinger et al., 2013; Lesmerises, Dussault & St-Laurent, 2012).

Sur la base de 10 loups équipés de collier GPS appartenant à cinq meutes, nous avons étudié les réponses des loups aux routes et aux villages des Abruzzes, dans le Parc national du Latium et de Molise (PNALM), situé dans le centre

des Apennins (Italie). Le PNALM comprend des conditions d'habitat relativement idéales pour le loup par rapport à d'autres régions d'Italie et, plus généralement, du sud de l'Europe (par exemple, Eggermann et al., 2011; Llana, Lopez-Bao & Sazatornil, 2012). De plus, des infrastructures humaines, y compris des villages et un réseau routier, ont été historiquement présents dans la région, et de multiples pratiques (par exemple tourisme, élevage, sylviculture) ont été traditionnellement autorisées dans le parc. Les activités liées à l'homme varient considérablement d'une saison à l'autre, et la plupart d'entre elles ont lieu les mois d'été, quand on s'attend à ce que l'activité et le comportement des loups soient le plus affectés (Mancinelli, Boitani et Ciucci, 2018).

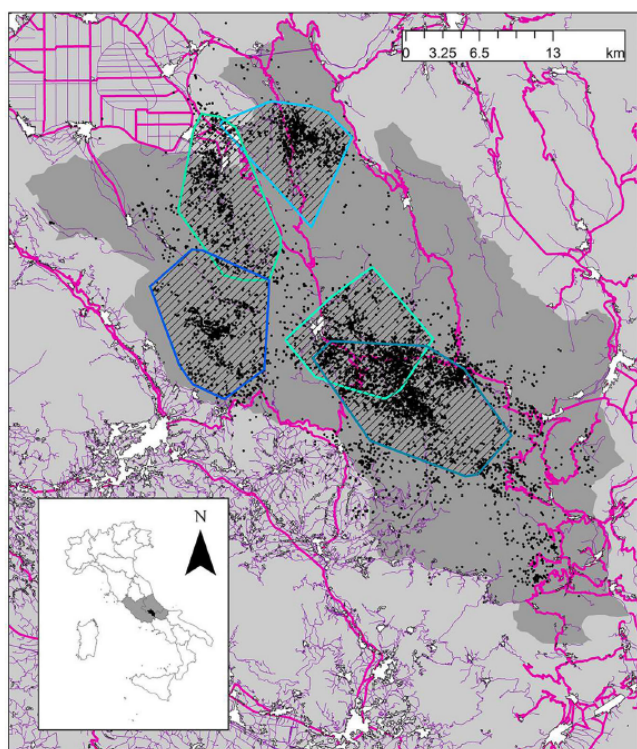


Figure 1

Emplacement de la zone d'étude en Italie (encadré) et emplacements GPS (points noirs) de 10 loups à collier [six membres de meute appartenant à cinq packs et quatre **flotteurs**] suivis dans les parcs nationaux des Abruzzes, du Latium et de Molise (Apennins centraux, Italie; 2008-2010). Les routes principales (lignes plus épaisses), les routes secondaires (lignes minces) et les établissements humains (polygones blancs) sont indiqués. Les MCP à 100% d'été des cinq packs munis d'un collier GPS sont signalés.

Dans le but d'évaluer les variations saisonnières, circadiennes et les effets induits par l'habitat sur la réponse des loups aux caractéristiques anthropiques, nous avons distingué deux états comportementaux (c.-à-d. le **déplacement et le repos**), en tant que sélection d'habitat considérant que différentes activités peuvent biaiser la force et la forme de l'estimation des modèles de sélection (Roever et al., 2014). Nous avons aussi pris en compte l'**affiliation sociale** des loups, discriminant entre **membres résidents** d'une meute et **individus non-résidents** (c'est-à-dire **flotteurs**). Alors que les loups résidents se déplacent dans un domaine vital stable, dont ils ont construit une carte cognitive pour leurs déplacements (Spencer, 2012), **les individus flotteurs sont des individus nomades qui ne montrent pas de fidélité du site prononcée et souvent se déplacent dans des paysages moins familiers** (Fuller et al., 2003). En outre, étant principalement solitaires, on peut s'attendre à ce que les loups flottants soient en moins bonne condition physique en raison d'une compétition intra-spécifique avec les membres de meute résidents (Fuller et al., 2003) ou d'un succès de chasse réduit

(MacNulty et al., 2011, 2014). Ces différences de traits de vie des loups sont susceptibles de se refléter dans les modèles de sélection d'habitat, ce qui en fait de bons candidats en tant que facteurs affectant les réponses des loups aux caractéristiques anthropiques. Nous avons donc prédit que les loups dans notre zone d'étude ont répondu aux caractéristiques anthropiques en montrant: (1) un évitement des activités anthropiques l'été, lorsque les activités humaines sont à leur apogée de toute l'année; (2) une probabilité accrue de déplacement et de repos plus près des caractéristiques anthropiques pendant la nuit, en tant que réponse complémentaire à la diminution de l'activité humaine; (3) un meilleur évitement des caractéristiques anthropiques au repos par rapport aux déplacements. Enfin, nous avons également prédit que (4) les flotteurs, afin de réduire la concurrence par ingénierie avec les membres du pack, ou pour exploiter plus efficacement les ressources associées aux établissements humains, ont montré un évitement plus faible des caractéristiques anthropiques par rapport aux membres de la meute.

RESULTATS

Un à trois modèles décrivent le mieux les réactions saisonnières aux caractéristiques anthropiques des membres de la meute lors de leurs déplacements (été: $0,87 \leq R^2 \leq 0,88$; chute: $0,86 \leq R^2 \leq 0,87$; hiver: $R^2 = 0,89$; Annexe S4), et un à

deux modèles décrit les réactions saisonnières au repos (été: $0,68$; automne: $0,61 \leq R^2 \leq 0,62$; hiver: $R^2 = 0,65$; Annexe S4). Pendant l'été, les membres de la meute, à la fois en déplacement et au repos, ont évité tous les types de caractéristiques anthropiques tout au long de la journée (Fig. 2a), et ont choisi des pentes plus douces (tableau 1).

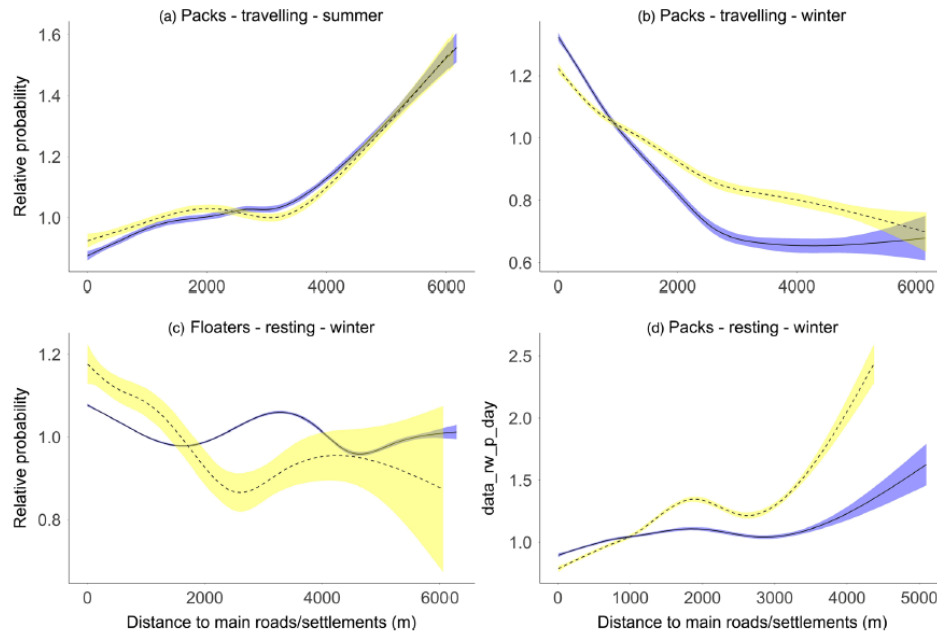


Figure 2 Réponse des loups aux principales routes et zones de peuplement du parc national des Abruzzes, du Latium et de Molise (Italie centrale, 2008-2011). Les réponses des loups sont distinguées par période circadienne (lignes pointillées: heures de jour; lignes pleines: heures de nuit) et sont rapportées pour différentes affiliation (membres de la meute vs flotteurs), combinaison de comportements (déplacements vs repos) et de saisons. Modèle additif généralisé (GAM) le lissage a été appliqué aux valeurs prédites des modèles de sélection d'étape (déplacement) et de sélection de ressource (repos) à l'aide de programmes RStudio. Les intervalles de confiance (IC 95%, zones grises) font référence à la fonction GAM et non aux valeurs prédites. Notez que l'échelle varie à travers les panneaux à la fois pour les axes Y et X

À la différence, en automne et en hiver, les membres de la meute évitaient de s'approcher des covariables anthropiques lorsque qu'ils se déplaçaient mais pas au repos. En particulier, les membres de la meute ont sélectionné les routes principales et les villages seulement pendant la nuit en automne, mais tous les jours en hiver (Fig. 2b). De manière similaire en été, ils ont sélectionné des pentes plus douces, à la fois en automne et en hiver (tableau 1). Quand ils se reposaient, ils évitaient les routes principales et les villages seulement l'automne, alors qu'il a été maintenu pendant l'hiver (Tableau 1 Fig. 1d). Fait intéressant, en automne, les membres de la meute, lorsqu'ils se reposaient, évitaient les routes secondaires pendant la journée, tendance qui s'est inversée pendant l'hiver, quand ils ont sélectionné les routes secondaires uniquement la nuit (tableau 1). Par rapport aux déplacements, ou au repos pendant l'été, les membres de la meute, au repos, ont sélectionnés des pentes plus raides en automne et en hiver. La sélection pour la couverture de végétation était cohérente à travers les états comportementaux et les saisons (Tableau 1).

Trois et six modèles décrivent le mieux les réponses aux questions anthropocentriques caractéristiques des flotteurs lors de déplacements en automne ($0,82 \leq R^2 \leq 0,83$) et hiver ($0,85 \leq R^2 \leq 0,95$), respectivement (Annexe S4), et deux modèles ont décrit les réponses au repos en automne ($0,60 \leq R^2 \leq 0,61$) et en hiver ($0,60 \leq R^2 \leq 0,61$; annexe S4). Les flotteurs, lors de déplacements, ont évité certaines routes principales et villages la nuit en hiver, alors que les routes secondaires étaient sélectionnées le jour (tableau 1). Les flotteurs n'ont montré aucun motif de sélection pour d'autres variables d'habitat, lors de déplacements, à la fois l'automne et l'hiver (tableau 1). Au repos, contrairement aux membres de la meute, les flotteurs ont sélectionné les routes principales et les villages toute la journée en automne et les ont limité à la lumière du jour en hiver (Tableau 1 Fig. 1c). Semblables aux membres de la meute, les flotteurs ont sélectionnés les sites de repos avec des pentes plus abruptes et une couverture de végétation plus haute, à la fois en automne et en hiver (tableau 1).

DISCUSSION

La persistance de grands carnivores dans des paysages modifiés par l'homme est favorisée par leur plasticité comportementale qui accueille les perturbations anthropiques par des réponses spatio-temporelles de modèles de sélection d'habitats (Basille et al., 2009; Roever, Boyce & Stenhouse, 2010; Llana et al., 2012; Knopff et al., 2014; Zimmermann et al., 2014; Zeller et al., 2016). Nous avons trouvé un effet saisonnier marqué sur la réponse du loup aux caractéristiques anthropiques dans le PNALM, suggérant que l'interférence humaine est largement liée à l'occurrence saisonnière de certaines activités dans la région. Nous avons également constaté que les réponses comportementales des loups aux routes et aux villages ont été médiatisés par l'habitat et ont changé en fonction de la saison, de l'état comportemental et de l'appartenance sociale. **Il convient de noter que les zones forestières et les zones arbustives étaient constamment sélectionnées par les loups au fil des saisons, des états comportementaux et affiliations sociales. De même, les pentes les plus raides étaient toujours sélectionnées par les loups pour les lieux de repos, à la seule exception de l'été, lorsque les sites de rendez-vous de notre zone d'étude ont eu tendance à être situés sur des pentes plus douces** (Mancinelli et al., 2018). Ce qui indique que les réponses comportementales des loups aux effets anthropiques du PNALM sont associées à la disponibilité des caractéristiques d'habitat qui renforce la sécurité des loups et permette leur séparation des humains à une échelle fine.

Comme prévu, les loups appartenant à des groupes de résidents ont évités les zones plus proches des routes principales, des villages et des routes secondaires pendant l'été, la réponse s'affiche à la fois pour les déplacements et le repos. Cela reflète probablement la réaction des loups aux activités qui sont à leur maximum pendant cette saison. De plus, en été, les loups devraient éviter fortement les interférences humaines, car leur activité est centrée sur les sites de rendez-vous où l'élevage des louveteaux a lieu; **cela influe fortement la sélection de l'habitat des meutes reproductrices en été** (Sazatornil et al., 2016; Ciucci et al., 2018) et peut également expliquer la sélection que nous avons trouvée pour des pentes plus douces par les membres du pack au repos.

Par rapport à l'été, l'évitement par les membres du groupe des caractéristiques anthropiques lors de déplacements, était en grande partie détendue pendant l'automne et l'hiver, quand ils avaient tendance à se rapprocher du centre des routes et des villages, même si pendant l'automne, la réponse était limitée aux heures de nuit. En automne et en hiver, cependant, l'évitement des caractéristiques anthropiques était encore évident (bien que plus faible) par les membres de la meute au repos, et il était toujours associé à la sélection d'une couverture et des pentes les plus raides. Ces résultats sont en ligne avec les études précédentes rapportant la sélection par des loups de routes et d'autres entités linéaires artificielles présence de faibles interférences humaines (Houle et al., 2010; Gurarie et al., 2011; Zimmermann et al., 2014). Parce que l'activité humaine dans notre zone d'étude est relativement faible en dehors de

la saison d'été, les loups peuvent tirer davantage d'utiliser les routes pour faciliter leurs déplacements, surtout en hiver lorsque la couverture de neige peut représenter un facteur important d'augmentation de dépenses d'énergie pour la locomotion (Crete & Larivière, 2003; Courbin et al., 2009). Néanmoins, le choix des routes par les loups lors de déplacements en automne et en hiver peut ne pas être uniquement liées à la présence de routes en soi, mais aux caractéristiques orographiques (c'est-à-dire des pentes plates) avantageuses aussi bien pour la construction de routes que pour les déplacements des loups. Il est également probable que les espèces proies utilisent de plus en plus les routes en automne et en hiver, à la fois pour la facilité de déplacement et l'amélioration de la disponibilité de nourriture le long des bords de route (Hebblewhite & Merrill, 2009), bien que cela n'ait pas été vérifié dans notre zone d'étude.

Plusieurs études indiquent que les loups peuvent s'adapter à l'utilisation des routes pour se déplacer, alors qu'ils préfèrent les zones plus éloignées des routes et villages au repos (par exemple, Zimmermann et al., 2014; Llana et al., 2016). En conséquence, nous avons constaté que les membres de la meute dans le PNALM, au repos, évitaient les routes secondaires en automne, mais limité aux heures de jour, alors qu'ils évitaient les routes principales et les villages en hiver toute la journée. Intéressant, et contre nos attentes, les membres du pack se sont reposés dans des sites plus proches de routes secondaires, mais limités aux heures de nuit et en hiver. Cela pourrait être une adaptation à vivre à proximité de caractéristiques anthropiques, offrant éventuellement une disponibilité accrue de proies sauvages ou d'aliments anthropiques situé en fond de vallée, pendant les périodes avec le plus bas degré de perturbation humaine. Ce mécanisme a déjà été signalé, par exemple, pour le lynx et le chevreuil au sud de la Norvège (Basille et al., 2009). **De plus, la sélection hivernale par les ongulés sauvages des zones de densités routières plus élevées déterminent probablement le nombre accru de proies disponible, en raison de taux plus élevés de collisions de véhicules (Neumann et al., 2012), bien que cela n'ait pas été vérifié dans notre zone d'étude.** Les mécanismes susmentionnés peuvent avoir été favorisée par la longue histoire de coexistence entre les loups et les humains dans le PNALM, ainsi que par l'utilisation des terres et contexte topographique de la zone d'étude. En effet, la sélection de routes secondaires pendant l'hiver par les membres de la meute au repos contraste avec les résultats obtenus dans les régions où les loups ont commencé récemment à recoloniser des paysages modifiés par l'homme (par exemple, Zimmermann et al., 2014; Kojala et al., 2016), où ils sont plus touchés par des degrés plus élevés de modifications anthropiques (Llana et al., 2016).

En automne et en hiver, les floteurs en déplacement se comportaient de la même manière que les membres des meutes en termes de réponses aux caractéristiques anthropiques, bien qu'avec quelques différences importantes dans les deux mesures et la direction. En hiver, les **floteurs** sélectionnaient les routes principales et villages lors de leurs déplacements, comme les membres de la meute, mais limité

à la nuit, alors qu'ils choisissaient des routes secondaires tout au long de la journée. Au repos, les **flotteurs** ont réagi de manière différente, comparé aux membres du groupe, car ils avaient tendance à localiser leurs sites de repos plus proches des routes principales et des villages (à l'exception des nuits d'hiver). Bien que la réponse est similaire à celle des membres de la meute, les sites de repos sélectionnés plus proches des routes secondaires en hiver, il est possible que cela représente une indication de la concurrence par ingérence et des différences dans le comportement territorial entre les membres du groupe et les flotteurs (Mech et Harper, 2002). Etant très territoriaux, les loups ont tendance à minimiser la probabilité de rencontrer des individus appartenant à des groupes adjacents (Mech & Harper, 2002; Mech & Boitani, 2003), **aussi il est donc probable que les flotteurs souhaitent réduire les risques de rencontrer des membres résidents du pack, en particulier sur les sites de repos et d'alimentation.**

Des différences dans les modèles de sélection d'habitat entre les membres d'une meute et des individus nomades ont également été signalés pour d'autres carnivores sociaux, tels que les loups rouges (*Canis rufus*) et les coyotes (*Canis latrans*) pour lequel la sélection des routes par des individus transitoires améliore la détection de zones vacantes tout en réduisant les interactions antagonistes avec les groupes de résidents (Hinton, van Manen et Chamberlain, 2015; Hinton et al., 2016). Comme décrit par notre échantillon de loups équipés de GPS, **les flotteurs comprennent différents types d'individus, tels que des animaux âgés obligés de quitter leur ancien domaine vital (par exemple, M22) et des disperseurs à la recherche d'opportunités d'installation (p. ex. F21, F29), également en raison de perturbations d'origines humaines (F23 et M26). Les individus âgés et solitaires peuvent être forcés de s'approcher de l'homme pour trouver de la nourriture, comme cela a déjà été signalé pour les coyotes (Way & Timm, 2008).** De même, on sait que les loups qui se dispersent se déplacent le long des interstices entre les territoires des meutes (Fuller et al., 2003), où les caractéristiques d'habitat peuvent être moins bien adaptées que celles rencontrées par les membres résidents du pack, y compris la présence d'infrastructures humaines. Cette compétition intra-spécifique pour l'espace, expose probablement les loups à différents niveaux de risque de mortalité humaine en fonction de leur appartenance sociale, et ont des effets potentiels sur leurs réactions de médiation par l'habitat aux caractéristiques et nécessite des recherches supplémentaires pour assurer la conservation efficace et la planification de la gestion.

Contrairement à nos attentes, nous n'avons pas toujours trouvé de différences circadiennes dans les réponses des loups aux caractéristiques anthropiques dans le PNALM, surtout en automne et en hiver. Lorsqu'il est présent, le

modèle circadien impliquait un plus grand évitement anthropique pendant les heures de jour (c'est-à-dire les périodes de forte activité humaine) par rapport à la nuit (c'est-à-dire les périodes de faible activité humaine), même si cette tendance était fortement affecté par la saison, l'appartenance sociale et l'état comportemental. Éviter les caractéristiques anthropiques toute la journée pour les membres d'une meute en été, à la fois en déplacement et au repos, était un résultat attendu. Le relâchement de cet évitement, ou même la sélection pour des itinéraires plus proches des routes principales et des villages pendant la nuit (automne) ou aussi les heures de jour (hiver), peuvent tenir compte de différentes conditions environnementales (par exemple, l'épaisseur de la neige et l'accessibilité accrue des proies) et, plus important encore, pour une activité humaine plus faible hors de la saison touristique. En outre, la longue histoire de coexistence entre humains et loups dans le PNALM, ainsi que la disponibilité de zones refuges également à proximité des routes (appendice S5, Mancinelli et al., 2018), peuvent amener les loups à sélectionner des zones plus proches des infrastructures humaines, même pendant la journée.

Bien que limité par un nombre relativement restreint de loup équipés de colliers GPS, notre étude représente la première tentative de description des réponses des loups aux caractéristiques anthropiques en Italie, tenant compte des comportements et des corrélats sociaux. La plasticité dans le comportement des réponses que nous avons révélées dans la population de loups du PNALM sont susceptibles d'être liées à des conditions locales relativement idéales, telles que la faible densité humaine et la haute disponibilité des zones refuge et de nourriture (Mancinelli et al., 2018). Par conséquent, des comportements similaires d'adaptations peuvent ne pas être réalisables ni suffisamment fonctionnelles pour la survie et une présence stable du loup dans des paysages dominés par l'homme présentant un niveau plus élevé de perturbations anthropiques par rapport à notre zone d'étude. Sur la base de nos résultats, nous spéculons que cela pourrait être particulièrement prévu lorsque l'activité humaine et la perturbation sont associées à une disponibilité moindre de zones refuge et à une baisse de rentabilité des ressources. L'évaluation du comportement du loup et des réponses de la population à travers un gradient d'interférence humaine apparaît donc essentiel pour définir l'étendue et la fonctionnalité de la plasticité comportementale de l'espèce dans des paysages modifiés par l'homme. Plus loin, des recherches sont nécessaires pour définir, à grande échelle, les seuils de présence et d'activité anthropiques et leurs habitats en corrélation, au-delà duquel les loups peuvent souffrir d'une aptitude insuffisante à supporter à long terme la viabilité de la population.