

Les loups dans les forêts de Casentinesi : aperçu de la conservation des loups en Italie à partir d'une zone protégée avec une riche communauté de proies sauvages



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

Biological Conservation 120 (2004) 249–260

BIOLOGICAL
CONSERVATIONwww.elsevier.com/locate/biocon

Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community

M. Apollonio ^{a,*}, L. Mattioli ^b, M. Scandura ^a, L. Mauri ^a, A. Gazzola ^a, E. Avanzinelli ^a

^a Department of Zoology and Anthropology, University of Sassari, Via Muroni 25, Sassari, Italy

^b Provincial Administration of Arezzo, Piazza della Libertà 3, Arezzo, Italy

Received 16 July 2003; received in revised form 17 February 2004; accepted 19 February 2004

Résumé

Les forêts de Casentinesi, dans le nord des Apennins, abritent une riche communauté d'ongulés sauvages, le loup représentant le plus grand prédateur de la région. Entre 1993 et 2000, la distribution des meutes de loups dans la région a été surveillée et des estimations de la taille des meutes ont été obtenues par des enquêtes sur les hurlements, le suivi dans la neige et des observations occasionnelles. Trois à cinq meutes ont été détectées chaque année, avec une taille moyenne de $4,2 \pm 0,9$ loups (maximum 7). La densité globale dans la zone était de 4,7 loups par 100 km² avec une distance moyenne entre meutes adjacentes de 11,1 km. La forte densité de loups dans les forêts de Casentinesi est principalement liée à l'abondance et à la taille des proies sauvages. Dans cette région, comme dans d'autres zones de basses latitudes, la densité de loups dépend principalement du nombre de meutes, car la taille des meutes est plutôt réduite et le recrutement limité par une dispersion précoce et une mortalité élevée. Trois homesites utilisés pendant plusieurs années par des meutes résidentes ont été découverts. La fidélité au site et le succès reproductif de la meute étaient plus élevés dans les zones entièrement protégées que dans les zones exploitées. L'établissement d'un réseau de zones protégées avec une grande diversité et une grande abondance d'ongulés est proposé comme le principal facteur permettant un rétablissement complet de la population de loups en Italie.

1. INTRODUCTION

La conservation des populations naturelles de loups (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) représente une priorité dans plusieurs pays Européens, où l'espèce est en danger ou était, dans un passé récent, gravement menacée (Promberger et Schröder, 1993). La population Italienne de loups a subi de graves persécutions jusqu'en 1971, date à laquelle la chasse au loup a été arrêtée et les appâts empoisonnés interdits. Ce changement d'attitude s'est achevé en 1976 lorsque l'espèce a reçu un statut de protection totale, un processus stimulé par le WWF International, qui a financé un projet à long terme comprenant une campagne d'éducation publique, des travaux scientifiques et des solutions de gestion pour protéger les loups. La gestion du loup à l'échelle nationale ne doit pas manquer de prendre en compte la connaissance des mécanismes régulant la taille des populations,

l'occupation du territoire par les meutes de loups et les interactions avec les communautés de proies. Ces aspects ont été bien étudiés en Amérique du Nord, mais restent pour la plupart peu clairs dans plusieurs contextes écologiques. La plupart des études réalisées en Italie ont porté sur de petits noyaux (Zimen et Boitani, 1975 ; Ciucci et al., 1997 ; Ciucci et Boitani, 1999) ou ont eu recours à des approches indirectes, comme des entretiens (Cagnolaro et al., 1974 ; Zimen et Boitani, 1975). Les principaux sujets abordés dans ces travaux se limitaient à la distribution des espèces, à la taille de la meute/de la population, à l'étendue des territoires de la meute et au statut reproductif (présence/absence d'une portée).

La présente étude visait à recueillir des informations à long terme sur une vaste zone des Apennins Italiens, où les loups se sont rétablis au cours des dernières décennies. La densité des loups, la taille des meutes et la fidélité aux homesites dans la région ont été évaluées et comparées à l'abondance des proies sauvages. Boitani (1992) a souligné la nécessité de connaître les bases de la biologie du loup afin de prendre les mesures de gestion appropriées. Nos données sont très pertinentes pour la conservation du loup, car notre zone d'étude représente une large portion des Apennins centraux et septentrionaux, où actuellement, en raison de la réintroduction des ongulés et de la diminution marquée de la présence humaine au cours des dernières décennies, des conditions relativement vierges existent. Il y a des preuves que ce scénario s'étend à une large zone du nord et du centre de l'Italie.

2. METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude se situe dans les Apennins septentrionaux (43°48'N, 11°49'E), entre la Toscane et la Romagne, et comprend environ deux tiers (223 km²) du Parc National des Forêts Casentinesi, créé en 1993 en même temps que le début du projet, plus les zones environnantes ouvertes à l'exploitation humaine. L'altitude varie entre 400 et 1658 m. La couverture forestière dépasse 80% et la végétation est composée d'espèces typiques des zones tempérées-subméditerranéennes. Le nombre de villages est limité et la présence humaine, bien que croissante en été en raison du tourisme, est de faible à moyenne le reste de l'année (la densité de la population résidente étant de 21,5 et 60,6 habitants par km² en Romagne et en Toscane, respectivement). Au cours de l'étude, les températures hivernales ont varié entre -13°C et +25°C. Les chutes de neige ont été occasionnelles de novembre à avril et la couverture neigeuse a duré en moyenne 56 jours (intervalle 33-72) par hiver à 1100 m d'altitude, dont seulement 28 jours avec une épaisseur de neige ≥ 10 cm.

Dans cette partie des Apennins, les loups ont connu un déclin progressif au cours de la première moitié du siècle dernier. Pendant le minimum historique de la population Italienne de loups (1950-1970), leur présence dans ces zones a été débattue. Certains auteurs (Cagnolaro et al., 1974) ont fait état de quelques individus ou meutes enregistrés occasionnellement dans la région, tandis que d'autres (Zimen et Boitani, 1975) ont considéré que la population de loups était limitée à quelques « îles » situées dans des régions plus méridionales. Des études génétiques récentes confirment la première hypothèse (Scandura et al., 2001). A partir de 1970, comme dans d'autres parties de la péninsule, les loups ont augmenté en nombre suite à l'augmentation de leurs populations de proies, et une communauté d'ongulés abondante et diversifiée est maintenant présente dans les forêts de Casentinesi. Les sangliers (*Sus scrofa*) et les chevreuils (*Capreolus capreolus*) sont omniprésents ; une population réintroduite de cerfs rouges (*Cervus elaphus*) est en train de s'étendre, tandis que les daims (*Dama dama*) sont limités à une partie de la zone. Toutes ces espèces sont protégées à l'intérieur du

parc national mais sont chassées à l'extérieur pendant la période d'août à janvier. Alors que la chasse collective au sanglier est largement pratiquée, le chevreuil, le daim et, seulement depuis 2000, le cerf rouge font au contraire l'objet d'un abattage programmé. Les populations locales d'ongulés sont surveillées dans les zones protégées et dans les zones exploitées, et des recensements sont régulièrement effectués pour estimer l'abondance des espèces. Les rapports sur les chiens non gardés ou errants dans la zone d'étude sont rares, et aucun chien sauvage n'a été signalé. Tout au long de l'étude, les principales proies des loups étaient le sanglier et le chevreuil, tandis que le cerf rouge, le daim, le lièvre et le bétail représentaient des sources de nourriture alternatives (Mattioli et al., 1995).

La zone d'étude est divisée en deux parties par une crête principale, correspondant à la frontière régionale. Le versant sud-ouest (zone A - 232 km²) a été surveillé en continu de juin 1993 à avril 2001. Sur le versant opposé (zone B - 76 km²), l'étude a pris fin en 1995. Des données préliminaires sur les meutes résidentes ont été obtenues en 1992. En outre, dans la zone A (forêt de Camaldoli), une zone d'étude intensive d'environ 130 km² a été sélectionnée, correspondant au territoire supposé d'une seule meute de loups. Cette zone était la même que celle d'une étude précédente sur les habitudes alimentaires des loups (Mattioli et al., 1995).

2.2. Enquêtes sur les proies sauvages

2.3. Enquêtes sur les loups

2.4. Estimation des paramètres

Le nombre de meutes a été défini en comptant les différentes unités sociales, composées de deux individus, qui ont été observées en été dans toute la zone d'étude. Comme dans les études antérieures sur la population de loups Italienne, le nombre habituel de loups dans une meute était compris entre deux et quatre (Boitani, 1992), nous avons toujours considéré que deux individus adultes constituaient une meute. Mech (1981), lui aussi, considérait le couple reproducteur comme l'élément le plus fondamental de l'organisation sociale des loups. Dans notre calcul, nous avons considéré que les meutes de loups étaient différentes si l'une des conditions suivantes était remplie : (1) des groupes de deux adultes ou plus ont été détectés par la même équipe simultanément dans différentes vallées ; (2) ils ont été localisés par différentes équipes au cours de la même nuit dans des zones distantes de plus de 5 km ; (3) des meutes, se répondant au cours de différentes nuits, ont été localisées dans des zones distantes de plus de 5 km, où différentes meutes avaient été trouvées au cours de l'année précédente. Le succès reproductif d'une meute connue a été déterminé chaque année par la présence ou l'absence de petits en été et au début de l'automne, sur la base des réponses aux hurlements ou des groupes observés. Pour définir les zones contenant des sites de rendez-vous, les observations estivales et les hurlements de groupes comprenant des petits ont été pris en compte. Par conséquent, chaque zone a été définie en dessinant le polygone convexe minimum (PCM) dont 95% de tous les emplacements d'été tombent dans le territoire présumé d'une meute connue. Les sites fréquentés par une meute depuis plus de 2 ans ont été analysés en fonction de leurs caractéristiques physiques (végétation, altitude, pente, exposition).

Les données de mortalité ont été recueillies auprès des loups trouvés morts dans la région. Lorsqu'un individu était partiellement ou totalement consommé (uniquement des restes d'os), l'âge et le sexe n'ont pas été diagnostiqués.

Les distances entre les meutes ont été calculées soit à partir des centres géométriques des emplacements d'été attribuables à chaque groupe, soit, dans le cas d'un seul emplacement, à partir

de ses coordonnées. Chaque année, ces valeurs ont été calculées sur la base des meutes détectées et la moyenne a été calculée sur l'ensemble de la zone d'étude. La densité de loups a été calculée par le nombre maximal estimé de loups dénombrés par an, divisé par l'étendue de la zone d'étude globale, élargie afin d'inclure les zones périphériques vers lesquelles les territoires des meutes pourraient facilement s'étendre (absence de barrière physique, continuité du couvert forestier, homogénéité de la végétation). Par conséquent, les valeurs de densité peuvent être sous-estimées. Pour le calcul des estimations annuelles, les années ont été considérées de mai à avril, en suivant le cycle biologique de l'espèce et en supposant que les naissances ont lieu fin avril-début mai. Dans le texte, les termes « période A » et « période B » font référence aux périodes mai-octobre et novembre-avril, respectivement.

3. RESULTATS

3.1. Biomasse des ongulés

La densité globale des ongulés sauvages a été estimée en période B à 19,9 têtes/km². Le chevreuil était la grande proie la plus abondante (12,2 têtes/km²), représentant 62% de la densité relative. Le sanglier, principal aliment trouvé dans les excréments des loups (Mattioli et al., 1995), était moins abondant (3,6 têtes/km², 17% de la densité relative). Le cerf rouge, bien que présent à une plus faible densité dans la zone (2,7 par km² dans la période A, 14,8% de densité relative), était aussi important en termes de biomasse que le chevreuil. La contribution du daim était au contraire marginale, se situant autour de 6% (1,3 têtes/km²). La biomasse globale des ongulés sauvages dans la zone a été estimée en moyenne à environ 860 kg/km² au cours de la période B.

3.2. Meutes de loups et densité

A partir de juin 1992, 104 observations enregistrées de loups isolés ou de meutes ont été considérées comme fiables. Cent trente-deux pistes (jusqu'à 9,1 km de long) ont été trouvées pendant la période B, dont 79 dans la zone d'étude intensive. Sur les 1081 séances de hurlements provoqués, 207 (14%) ont suscité des réponses de la part des loups. La plupart des réponses (64%) ont été obtenues pendant la période A (mai-octobre), lorsque les membres de la meute étaient avec la portée dans la tanière ou sur les sites de rendez-vous. Cent cinq hurlements (51% du total) ont été enregistrés et 64 d'entre eux (61%) avaient une qualité acceptable pour faire une analyse spectrale. Les résultats du suivi annuel effectué dans la zone d'étude des forêts de Casentinesi sont présentés dans la Fig. 1. En 1992, avant de commencer la recherche programmée, deux meutes (Camaldoli Forest - CF et Falterona - FA) ont été détectées par une séquence d'observations, révélant dans les deux cas la présence d'une litière. En particulier, dans la meute de CF, 5 petits ont été observés en octobre, accompagnés d'un adulte, ce qui représente la plus grande portée observée dans toute la zone d'étude. En ajoutant ces données à celles de l'étude, pendant une période de neuf ans, un total de 32 meutes par an a été détecté. Entre 1993 et 1995, lorsque l'étude est devenue systématique et a concerné l'ensemble de la zone (A + B), 5 meutes étaient présentes. De 1996 à 2001, lorsque le suivi s'est concentré sur la seule zone A, le nombre de meutes détectées a été de trois.

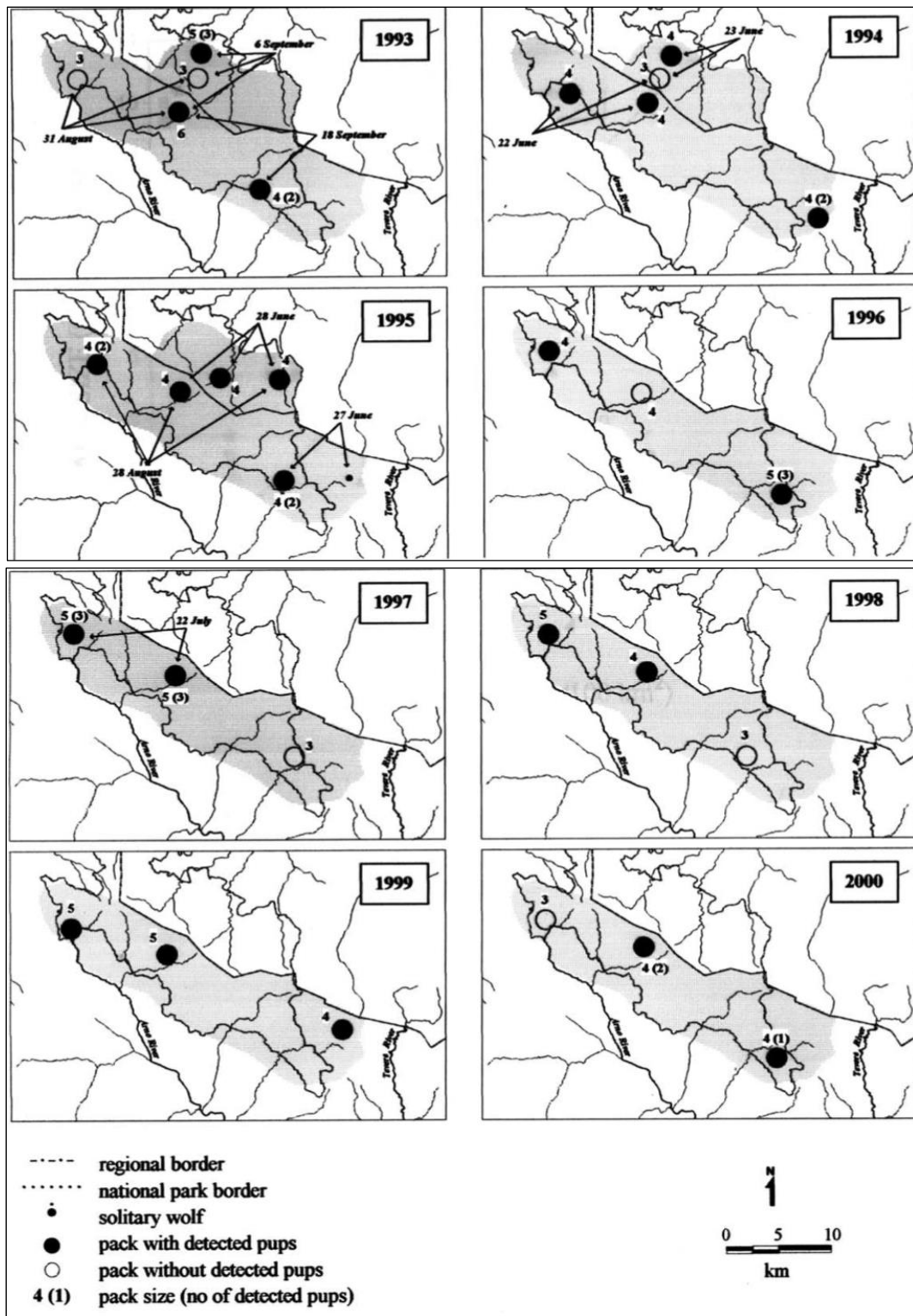


Fig. 1. Meutes de loups suivies dans les forêts de Casentinesi. La zone d'étude est ombragée. Les dates et les flèches font référence à des réponses simultanées (même nuit) de hurlements provoqués. La taille des meutes correspond au nombre maximum de loups détectés dans la meute au cours de l'année

La taille maximale de la meute était celle de la meute du FC en 1992, lorsque des observations répétées et prolongées nous ont permis de compter un couple d'adultes s'occupant de 5 petits à la fin de l'été et à l'automne. La taille moyenne des meutes, calculée sur l'ensemble des meutes et des années, était de $4,2 \pm 0,90$ (Moyenne \pm écart-type) ; le cas le plus récurrent était celui de 4 loups dans une meute (53%), un chiffre probablement influencé aussi par la procédure conservatrice utilisée pour traiter les données sur les hurlements de loups. Les tailles des périodes A et B étaient

en moyenne de $4,4 \pm 1,22$ ($n = 14$) et de $3,8 \pm 1,07$ ($n = 19$), respectivement, avec une diminution moyenne de 12% pendant la saison froide. Dans 13 cas, il a été possible d'évaluer le nombre minimum de petits dans une meute (observations ou analyse des vocalisations enregistrées). L'estimation résultante de la taille de la portée, basée sur les cas où le nombre de petits était calculable, était en moyenne de $2,5 \pm 0,88$, avec une valeur modale de seulement deux petits. La reproduction a été constatée dans 25 (78%) meutes/an. La meute CF s'est reproduite chaque année, sauf en 1996, où aucun jeune n'a été détecté, bien qu'un nombre élevé de contacts ait été établi. Pour la meute FA, nous n'avons pas eu de confirmation de reproduction en 1993 et 2000. A Valle Santa (VS), plusieurs membres de la meute résidente ont été tués illégalement entre 1996 et 1997, ce qui semble être le principal facteur à l'origine de l'absence de reproduction en 1997 et 1998, la zone n'étant occupée que par 2-3 loups.

La densité globale de loups, calculée sur une zone de 506 km² et ne prenant en compte que les membres des meutes, était en moyenne de 4,7 loups/100 km² (Tableau 1). La valeur la plus élevée a été obtenue la première année (5,2 loups/100 km² en 1993) ; elle a ensuite fluctué pour atteindre une valeur minimale la dernière année (3,9 loups/100 km²). Si l'on considère la présence de loups solitaires, dont la proportion a été estimée selon Peterson et Page (1988), les densité moyenne est passée à 5,6 loups/100 km². La distance entre les meutes adjacentes était en moyenne de $10,8 \pm 4,37$ km (Moyenne \pm écart-type), variant entre 2,5 et 17,8 km.

Tableau 1. Estimations de différents paramètres pour la population de loups des Forêts de Casentinesi en 1993-2000

Area	Year	N packs	N wolves	Average pack size	Wolves/100 km ²	Packs/100 km ²	Average distance between adjacent packs (km)
A + B 407 km ²	1993	5	21	4.2	5.16	1.23	7.8
	1994	5	19	3.8	4.67	1.23	9.2
	1995	5	20	4.0	4.91	1.23	10.3
A 283 km ²	1996	3	13	4.3	4.59	1.06	14.1
	1997	3	13	4.3	4.59	1.06	11.9
	1998	3	12	4.0	4.24	1.06	10.7
	1999	3	14	4.7	4.95	1.06	14.1
	2000	3	11	3.7	3.89	1.06	–
Mean				4.2	4.73	1.12	11.1

3.3. Mortalité des loups

Dix-huit enregistrements de mortalité ont été obtenus de 1987 à 2001 dans la zone d'étude. Dans 14 cas, nous avons pu déterminer la cause de la mort : 3 loups ont été empoisonnés, 5 ont été abattus, 4 ont été chassés, 1 a été tué par une ligne électrique et 1 est mort à cause de la gale. Les mâles étaient plus représentés que les femelles (9 contre 6), tandis que les juvéniles et les subadultes (<2 ans) étaient légèrement plus nombreux que les adultes (7 contre 5). Trois individus (20%) avaient un pelage noir, tandis que les autres avaient le pelage commun gris-rougeâtre. Le loup le plus âgé retrouvé était une femelle dont l'âge était estimé entre 8 et 10 ans. Dans un seul cas, il a été possible d'analyser la fécondité d'une femelle, retrouvée empoisonnée en novembre 1995 dans une zone proche de la zone B. Elle était âgée de 4-5 ans et présentait 5 cicatrices utérines.

Tableau 2. Caractéristiques de trois sites de rendez-vous découverts dans la zone d'étude des forêts de Casentinesi en 1992-2000

	HS1	HS2	HS3
No. locations	5	20	7
– June–July	4	0	1
– August–October	1	20	6
No. of years	3	7	5
Surface (ha)	21	194	70
Altitude range (m a.s.l.)	1120–1380	820–1250	780–1050
Mean slope (°)	46	46	35
Exposure	SO	SSE	SE
Vegetation			
– Dense hardwood	47%	67%	28%
– Dense pinewood or firwood	43%	17%	24%
– Bush	–	7%	28%

HS1 a été fréquenté par la meute CF en 1993, 1994 et 1999. HS2 a été fréquenté par la meute CF en 1992-1994 et en 1997-2000. HS3 a été fréquenté par la meute FA en 1993 et en 1996-1999. Les localisations ont été obtenues par stimulation acoustique (hurlement provoqués) et/ou observation visuelle

3.4. Fidélité aux homesites (site de rendez-vous)

Les observations et les hurlements provoqués nous ont permis de définir les zones (homesites) utilisées par les meutes territoriales pour s'occuper des petits en été et en automne. **Les loups ont fréquenté trois d'entre eux pendant plusieurs années.** Dans la zone d'étude intensive, les emplacements de la meute FC incluant les petits ont tous été regroupés dans deux zones restreintes, distantes de 1,5 km. Dans la première d'entre elles (HS1), d'environ 20 ha, une portée a été entendue 5 fois du 22 juin au 18 août en 1993, 1994 et 1999, alors qu'à d'autres occasions, seuls des individus adultes étaient présents et toujours dans la période A. Au cours de deux années différentes (de 1992 à 1994 et de 1997 à 2000 dans la période comprise entre le 29 août et le 25 octobre), des petits ont été observés ou localisés à l'aide de hurlements dans une seconde zone plus large (HS2) à l'intérieur du territoire présumé de la meute CF. De plus, dans cette portion du territoire, plusieurs adultes ont été détectés sans jeunes tout au long de l'année, souvent en groupe. Une situation similaire a été obtenue pour la meute FA, qui en cinq ans, du 22 juillet au 26 octobre, a été trouvée avec des petits au même endroit (HS3). Au contraire, les portées de VS ont eu des localisations différentes pendant la période d'étude ; une zone a été utilisée comme site de rendez-vous pendant un maximum de deux ans et a ensuite été changée.

L'utilisation par les loups et les caractéristiques de l'habitat des trois sites de rendez-vous susmentionnés sont répertoriées dans le tableau 2. L'utilisation des deux zones par la meute des FC diffère dans le temps : 4 locations sur 5, tombées dans le SH1, se rapportaient à la période juin-juillet, alors que les 20 enregistrements du SH2 étaient datés d'août-octobre (test exact de Fisher $p < 0,001$). La seule fois où des louveteaux ont été localisés dans HS1 après la fin juillet (durant l'été 1999), c'était le 18 août, et dix jours plus tard, la meute était avec sa portée dans HS2, où elle a été entendue hurler deux fois en septembre. HS1 et HS2 se trouvent dans des vallées adjacentes, toutes deux densément boisées et riches en cours d'eau. L'altitude et la pente diffèrent entre HS1 et HS2, le premier étant plus élevé et plus abrupt que le second. Les sites de rendez-vous n'ont été documentés que pour HS2 ; en 1992, une petite zone de brousse a été utilisée de septembre à mars 1993, d'abord comme lieu de soins pour les petits, puis comme lieu de rencontre où les membres de la meute revenaient périodiquement. Un autre site similaire a été découvert en 1999. Plusieurs sites de la fin de l'été et du début de l'automne sont tombés dans une zone restreinte, où un site de rendez-vous a été découvert en novembre. Les deux sites présentaient des caractéristiques similaires : il s'agissait d'étendues de brousse entourées de forêt, avec des signes évidents d'activités prolongées des loups (aires de repos, traces, excréments et restes de proies consommées). HS3 se

trouve dans le territoire présumé de la meute FA ; dans 6 cas sur 7, des louveteaux y ont été détectés à la fin de l'été et en automne (août-octobre). Le MPC, avec 95% des emplacements, a couvert une surface d'environ 70 ha. La partie principale de HS3 était une forêt dense, mais de grandes zones de brousse étaient également présentes.

4. DISCUSSION

4.1. Taille de meute et de portée

La taille des meutes se situait entre 2 et 7 individus, comme cela a été constaté pour plusieurs populations Européennes de loups (Boitani, 1992 ; Ciucci et Boitani, 1999 ; Okarma et al., 1998 ; Poulle et al., 1999). Il faut souligner que les chiffres rapportés dans ce travail sont des estimations minimales, la taille réelle de la meute peut donc être sous-estimée. Néanmoins, la valeur moyenne obtenue dans les forêts de Casentinesi entre mai et octobre (4,4) est comparable à d'autres valeurs rapportées dans des régions forestières d'Europe centrale et méridionale. Par exemple, dans la forêt primaire de Bialowieza (BPF), les meutes de loups avaient une taille moyenne comprise entre 4,0 et 5,3 (Jedrzejewska et al., 1996 ; Okarma et al., 1998 ; Jedrzejewski et al., 2000). Dans une autre région des Apennins Italiens, à environ 100 km de notre zone d'étude, la taille moyenne des meutes calculée sur neuf ans pour un seul groupe était de 3,7 (Ciucci et Boitani, 1999). Dans une population de loups colonisateurs des Alpes françaises, la valeur moyenne, calculée sur les six années suivant la première colonisation, s'élevait à 4,9 (Poulle et al., 1999). Une plus grande variabilité est rapportée pour les populations nord-Américaines : des valeurs minimales ont été estimées au Québec (3,7 - zone à faible densité de proies de Messier, 1985) et au Minnesota (4,3 - Fritts et Mech, 1981) alors que les valeurs les plus élevées sont rapportées pour l'Alaska (12,7 - Van Ballenberghe, 1983a ; 15,3 - Peterson et al., 1984), où les meutes peuvent atteindre 25 membres ou plus (National Research Council, 1997).

Plus d'une portée par meute, bien que parfois rapportée ailleurs (Van Ballenberghe, 1983b), n'a jamais été observée dans cette étude. Le nombre de petits d'une meute dépend fortement de la période à laquelle le comptage est effectué, car la mortalité au cours de la première année de vie peut atteindre 85% (Jedrzejewska et Jedrzejewski, 1998), principalement entre avril et décembre (Harrington et al., 1983). Pour cette raison, les données rapportées sur la taille des portées ne sont pas facilement comparables. Dans notre cas, l'estimation se référait à l'été-début de l'automne, quand en moyenne 2,5 louveteaux étaient présents dans une meute. Jedrzejewska et al. (1996) ont rapporté pour le BPF des tailles moyennes de portée comprises entre 2,2 (zones exploitées) et 3,1 (zones protégées), calculées trois mois après les naissances. Des estimations estivales ont également été obtenues par Mech (1977) et s'élevaient à 3,0-3,4 petits par meute. Nous n'avons pas pu compter les petits à la naissance, qui dans différentes études étaient en moyenne de 5,3-6,5 (Rausch, 1967 ; Potvin, 1987 ; Bibikov, 1990 ; Jedrzejewska et al., 1996 ; Smietana et Wajda, 1997), mais nous avons déduit leur nombre dans un seul cas à partir des cinq cicatrices utérines d'une femelle adulte.

4.2. Densité de loups

La densité de loups estimée dans la région était en moyenne de 4,7 loups par 100 km², sur la base du nombre de membres de la meute. Cette valeur est élevée, comparée aux estimations obtenues pour d'autres parties nord-Américaines et Européennes. Les densités les plus faibles ont été observées dans les habitats de toundra et de taïga de l'Alaska, du Canada et de l'Eurasie, où les proies communes sont l'orignal (*Alces alces*) et le caribou (*Rangifer tarandus caribou*). Dans ces régions, la densité des loups se situe généralement entre 0,1 et 2,0 animaux par 100 km² (Gasaway et al.,

1983 ; Peterson et al., 1984 ; Messier, 1985 ; Bergerud et Elliot, 1986 ; Bibikov, 1990 ; Dale et al., 1994 ; Boertje et al., 1996 ; Ballard et al., 1997 ; Lariviere et al., 2000 ; Wabakken et al., 2001). A plus basse latitude, dans les zones forestières où les loups s'attaquent principalement aux cerfs, leur densité est beaucoup plus élevée (Mech, 1977 ; Harrington et al., 1983 ; Potvin, 1987 ; Kunkel et Mech, 1994 ; Forbes et Theberge, 1995 ; Smietana et Wajda, 1997 ; Okarma et al., 1998). Une seule exception est représentée par l'île Royale, où les loups ont atteint dans le passé une densité allant jusqu'à 9,2 individus/100 km² (Peterson et Page, 1988). L'Isle Royale est un écosystème quasi-fermé, dans lequel la présence des loups est strictement liée à l'abondance des orignaux, seule grande proie habitant l'île. À la suite d'une augmentation de la disponibilité des orignaux, la densité locale de loups peut donc devenir anormalement élevée.

Il semble exister une relation différente entre la taille de la meute et la densité des loups à différentes latitudes (Fig. 2). Si l'on considère les valeurs rapportées dans d'autres études dans lesquelles les deux paramètres ont été déterminés, on observe deux tendances. Dans les régions nordiques, où l'élan et le caribou sont des proies importantes, les loups se rassemblent en grandes meutes (en moyenne 4-10 membres), défendent de vastes territoires, leur densité est faible (0,1-2,0 pour 100 km²) et ils peuvent devenir nomades. Au contraire, à des latitudes plus basses, où les loups s'attaquent principalement aux cerfs et aux sangliers, ils vivent en petites meutes (en moyenne 3-6 membres), occupent des territoires plus petits et peuvent atteindre des valeurs de densité élevées (2,0-6,0 pour 100 km²), en fonction de la disponibilité des proies et du niveau de prélèvement. L'abondance des proies est sans aucun doute une variable cruciale dans ce contexte. Dans les systèmes orignal-loup, la taille de la meute est positivement liée à la densité des orignaux (Messier, 1985) et la taille du territoire semble être principalement influencée par la taille de la meute (Peterson et al., 1984 ; Messier, 1985). En effet, lorsque la densité d'orignaux est élevée, le recrutement de la meute et la survie des petits augmentent, alors que le taux de dispersion diminue, favorisant ainsi l'agrandissement des meutes locales (Messier, 1985). **Par conséquent, la densité de loups dépend surtout de la taille de la meute plutôt que du nombre de meutes.**

En revanche, lorsque la principale proie des loups est le caribou, sa répartition inégale oblige les loups à devenir nomades et à se déplacer sur de vastes territoires (Mech, 1981 ; Bergerud et Elliot, 1986 ; Dale et al., 1994). Dans de telles circonstances, les grandes meutes concentrent temporairement leur recherche de nourriture dans les zones où les proies sont abondantes (Dale et al., 1994), et on s'attend donc à ce que l'effet sur la densité des loups soit le même que dans les systèmes orignal-loup.

En revanche, lorsque les espèces-proies sont de plus petite taille et distribuées de manière homogène, leur disponibilité semble avoir un effet différent sur la taille et la distribution de la meute. En présence de territoires vacants, comme c'est le cas dans les populations nouvellement protégées ou en voie de rétablissement, les loups peuvent choisir de se disperser tôt dans leur vie, pour former de nouvelles unités sociales (Fritts et Mech, 1981 ; Gese et Mech, 1991). Un mécanisme d'auto-renforcement peut être établi, dans lequel une dispersion importante augmente les chances de trouver un partenaire pour l'accouplement. L'abandon précoce du groupe familial par certains membres de la meute (principalement des louveteaux et des jeunes de l'année) conduit à une situation extrême dans laquelle la meute n'est représentée que par le couple alpha et sa dernière portée. Par conséquent, une réduction de la taille de la meute peut exercer une influence négative sur la survie des petits, en raison de l'absence de soins non parentaux, ce qui limite à nouveau la cohérence de l'unité sociale (Harrington et al., 1983 ; Jedrzejewska et al., 1996). Les

petites meutes ne sont capables de défendre que de petits territoires, mais, en présence d'une abondance trophique, cela peut ne pas représenter un grand handicap.

La combinaison d'un taux de dispersion élevé, de petits territoires et d'une grande disponibilité de proies de taille moyenne peut favoriser la formation de nouvelles unités sociales. Toutes ces considérations nous amènent à penser que la densité locale de loups est principalement influencée par le nombre de meutes de loups plutôt que par leur taille.

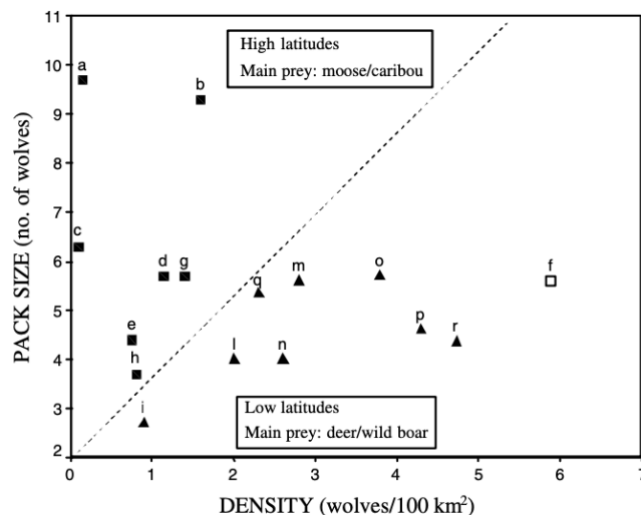


Fig. 2. Relation entre la taille de la meute et la densité de loups, en fonction de la latitude et des principales espèces de proies. Les carrés remplis font référence aux régions du nord, où l'élan et/ou le caribou sont les principales proies. Les triangles font référence aux régions du sud où les loups s'attaquent principalement aux cerfs et/ou aux sangliers. Le cas de l'Isle Royale (carré vide) est traité séparément. Les valeurs utilisées sont des estimations minimales rapportées dans les études suivantes : (a) Ballard et al. (1997) - Nord-Ouest de l'Alaska, (b) Gasaway et al. (1983) - Intérieur de l'Alaska, (c) Wabakken et al. (2001) - Scandinavie, (d) Peterson et al. (1984) - Péninsule de Kenai, Alaska, (e) Dale et al. (1994) - Nord de l'Alaska, (f) Peterson et Page (1988) - Isle Royale, (g) et (h) Messier (1985) - Québec, (i) et (l) Okarma et al. (1998) - BPF, Pologne, (m) Potvin (1987) - Québec, (n) Jedrzejewska et al. (1996) - BPF, Pologne, (o) Mech (1977) - Minnesota, (p) Smietana et Wajda (1997) - Montagnes Bieszczady, Pologne, (q) Jedrzejewski et al. (2000) - BPF, Pologne, (r) présente étude

Dans la zone étudiée des Apennins Italiens, une riche communauté d'ongulés sauvages est présente, avec des densités globales post-natales allant jusqu'à 19,9 têtes/km², ce qui correspond à une biomasse globale moyenne de 860 kg/km². Comme le montre le tableau 3, ces valeurs sont très élevées par rapport aux autres zones à loups. En particulier, la forêt vierge de Bialowieza représente la situation la plus proche : la biomasse totale par kilomètre carré est similaire mais avec une densité cumulée de proies deux fois moindre (Jedrzejewski et al., 2000). Dans cette partie de la Pologne, le cerf rouge est la principale proie, alors que le chevreuil et le sanglier sont les principales proies dans notre zone d'étude. La taille moyenne des proies tuées par les loups rapportés pour la première région était de 55 kg, en comparaison avec les 20,5 kg obtenus dans cette étude pour les Forêts de Casentinesi. En bref, la population de loups que nous avons étudiée a à sa disposition la même biomasse d'ongulés présente dans une riche forêt tempérée de plaine comme celle de Bialowieza, mais subdivisée en un nombre plus élevé de proies potentielles de plus petite taille. Comme mentionné ci-dessus, la taille moyenne des meutes était similaire dans les deux zones (4,2 FC contre 4,0-5,3 FBP), alors que la densité des loups dans la FBP était environ la moitié de celle estimée pour les forêts de Casentinesi (2,3-2,7 contre 4,7). En raison de l'abondance locale des proies, les meutes de loups dans les FC doivent occuper des territoires plus petits que dans les FBP, ce qui réduit les distances entre elles (en moyenne 11,1 km entre les zones centrales adjacentes). Cette

concentration locale de **proies de taille moyenne**, typique de certaines régions d'Europe occidentale, peut-être la clé pour expliquer la forte densité de loups découverte ici.

4.3. Mortalité

La mortalité semble être élevée si l'on considère également que ce que nous avons collecté n'était qu'un sous-échantillon du chiffre réel. La mortalité d'origine humaine était nettement prévalente dans l'échantillon, ce qui est cohérent avec des études antérieures en Italie (Francisci et Guberti, 1992) et peut représenter une menace majeure pour la viabilité de la population. Cependant, il faut tenir compte de la productivité élevée des meutes étudiées, 78% d'entre elles ayant une portée annuelle composée en moyenne de 2,5 petits, ce qui a apparemment permis de neutraliser l'effet négatif des mortalités dus à l'homme.

4.4. Territoire et utilisation des sites de rendez-vous

En considérant trois des meutes suivies, nous avons observé une grande constance dans la localisation estivale et de début d'automne tout au long de la période d'étude. Certaines meutes semblaient avoir des territoires stables, ce qui peut être lié au niveau de protection et à la présence de proies. La localisation de deux meutes (CF et FA) était particulièrement prévisible pendant la période A, en raison de leur fidélité à des zones spécifiques. Du printemps au début de l'automne, les loups concentrent leurs activités dans des zones centrales, où se trouvent les sites de rendez-vous des meutes (Joslin, 1967 ; Harrington et Mech, 1982*b,c*). Harrington et Mech ont décrit de manière exhaustive le schéma d'utilisation des sites de rendez-vous par deux meutes de loups dans le nord du Minnesota (Harrington et Mech, 1982*b,c*). Pendant la période A, les loups de ces meutes ont fréquenté un ou plusieurs sites de rendez-vous, qui ont été progressivement abandonnés au cours de la première semaine d'octobre. **Ensuite, ils revisitaient ces sites de façon intermittente durant l'automne et l'hiver, souvent après une séparation temporaire de la meute** (Harrington et Mech, 1982*b*). Une étude menée en Pologne-Belarus a rapporté que les petits étaient retirés de la tanière de la fin avril au début juillet (Jedrzejewska et al., 1996). Dans notre étude, la localisation été-début automne des meutes contenant des petits couvrait trois zones fréquentées par les loups depuis plusieurs années. Deux d'entre elles se trouvaient sur le territoire de la meute CF, tandis que la troisième était utilisée par la meute FA. Les schémas temporels d'utilisation et les caractéristiques physiques des deux sites situés dans le territoire de la FC nous ont amenés à penser que HS1 pouvait contenir la tanière, **tandis que HS2 comportait un ou plusieurs sites de rendez-vous** (deux d'entre eux ont été découverts au cours d'années différentes). De même, la meute des FA a été détectée à plusieurs reprises dans une petite vallée, que nous avons identifiée comme étant un site de rendez-vous (HS3).

La fidélité des deux meutes aux mêmes zones au fil des ans peut s'expliquer par les caractéristiques particulièrement favorables de ces sites : ils se trouvent à l'intérieur du parc national, sont pour la plupart recouverts d'une forêt dense et sont relativement peu perturbés. En particulier, le HS1 se trouvait dans une zone strictement préservée, où l'accès humain était également limité. En outre, la grande disponibilité des proies (la chasse aux ongulés n'y était pas autorisée) peut être un facteur clé, car on a observé qu'elle influençait la stabilité de l'utilisation des tanières (Ciucci et Mech, 1992).

Une troisième meute VS, suivie en continu de 1993 à 2000, ne semblait pas être associée à un site particulier, mais a été trouvée au cours des recherches dans différentes zones dans un rayon de 8 km dans une zone périphérique du parc national. Une explication possible est que le territoire de cette meute se trouvait dans une zone plus exploitée, où l'impact humain était plus fort. La taille

moyenne de la meute VS au fil des ans était la plus faible détectée dans notre étude, tout comme son succès reproductif. Sur la base de nos résultats, la fidélité de la meute à des zones centrales spécifiques et la taille de la meute semblent être corrélées au niveau de protection/exploitation. **Un résultat similaire était évident dans la population des Alpes nouvellement établie, où la même meute a déplacé son site de rendez-vous jusqu'à 17 km chaque année pendant deux années consécutives dans une zone non protégée** (Marucco, 2001). Une explication alternative pourrait être que la meute a été remplacée par une nouvelle au cours d'une ou plusieurs années après une destruction totale, même si l'éradication totale d'une meute est un événement assez improbable car il impliquerait la mort d'au moins quatre loups dans une petite zone.

4.5. Lignes directrices pour la conservation et conclusions

Au cours des trois dernières décennies, la problématique de la conservation du loup en Italie a radicalement changé. Au début des années 80, Boitani (1982) a souligné plusieurs points critiques pour la viabilité de l'espèce. Les plus importants étaient la nécessité d'un réseau de zones protégées avec une couverture forestière suffisante, la récupération ou la réintroduction de populations d'ongulés sauvages, et la limitation de certaines activités humaines (par exemple, l'élevage). En fait, à cette époque, les loups habitant les Apennins étaient présents en faible densité (1 loup pour 85 km²) et se nourrissaient d'ordures et de bétail (Boitani, 1982 ; Patalano et Lovari, 1993). Depuis lors, les effets des changements graduels, survenus depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale, ont conduit à un scénario très différent (Apollonio, 1992). La couverture forestière a augmenté en raison de l'abandon des campagnes ; l'élevage traditionnel a été progressivement réduit ; les populations d'ongulés sauvages ont été restaurées dans plusieurs régions, par réintroduction ou repeuplement. En outre, un certain nombre de zones protégées ont été créées depuis 1990. Tous ces changements dans les conditions écologiques locales ont eu un impact important sur la constance et les habitudes alimentaires des loups (Mattioli et al., 1995 ; Meriggi et al., 1996 ; Poulle et al., 1997 ; Genovesi, 2002). **Sur une échelle de temps à long terme, le maintien d'une population de loups viable est principalement influencé par la structure sociale et la dynamique des proies, et le nombre de couples reproducteurs est ce qui contribue le plus à sa viabilité, plutôt que la densité de loups** (Vucetich et al., 1997). Dans notre zone d'étude, une forte densité de petites meutes de loups a été détectée. Comme l'indiquent deux analyses de l'adéquation de l'habitat basées sur des modèles (Massolo et Meriggi, 1998 ; Corsi et al., 1999), cette zone est l'une des plus appropriées de la péninsule Italienne pour la présence du loup. **En particulier, Massolo et Meriggi (1998) ont constaté que l'abondance et la diversité des ongulés sauvages étaient les principaux facteurs déterminant la présence stable des loups.** Ils ont même mis en évidence l'évitement par les loups des zones à fort impact humain. En ces termes, l'écosystème de la forêt de Casentinesi offre des éléments importants, pour la calibration des futurs objectifs de conservation.

Les meutes que nous avons suivies faisaient partie d'une population en voie de rétablissement occupant les régions montagneuses Italiennes, qui abritent une communauté riche et abondante d'ongulés sauvages. Des contraintes méthodologiques ont inévitablement limité la compréhension complète des processus régulant la dynamique des populations ; par exemple, nous ne disposions pas de données individuelles car nous n'étions pas en mesure de capturer et de marquer les loups. **Cependant, les résultats d'autres études sur les populations Italiennes suggèrent que la structure de meute que nous avons trouvée, basée sur un couple d'adultes et leurs petits, est caractérisée par la persistance d'au moins un des adultes et un renouvellement significatif des membres plus jeunes du groupe** (Lucchini et al., 2002 ; Scandura et al., 2003), et que la fidélité élevée au site de la meute, montrée dans la plupart des cas que nous avons analysés, suggère que cela peut être le cas également

pour les forêts de Casentinesi. Néanmoins, la comparaison de nos données avec celles publiées dans la littérature nous permet de souligner certains aspects que les loups semblent partager dans des conditions similaires : (1) la **disponibilité** et la **taille** des principales proies déterminent en fin de compte la structure d'une population de loups (c'est-à-dire la taille et la densité de la meute) ; (2) dans les zones densément boisées où les proies de taille moyenne sont abondantes, les loups peuvent atteindre des densités élevées même en présence d'importantes perturbations humaines saisonnières ; (3) dans ces conditions, la taille de la meute est généralement maintenue plus petite que dans les populations nordiques et la densité est principalement influencée par le nombre de meutes et la taille du territoire plutôt que par la taille de la meute.

En termes de conservation, la présence de zones à forte densité et diversité d'ongulés entraîne la persistance de populations de loups denses et productives qui garantissent la survie de l'espèce à une échelle moyenne, à condition qu'un certain nombre de jeunes disperseurs soient en mesure de coloniser de nouvelles zones favorables. L'évolution actuelle des montagnes et des collines Italiennes plaide en faveur de la reconstitution complète du loup dans toute son aire de répartition historique, à condition que le réseau de zones protégées continue à agir efficacement en fournissant des zones de reproduction sûres. Ce réseau devrait être appliqué légalement dans toute la péninsule Italienne, la taille et la localisation étant établies sur une base locale. L'efficacité de la protection serait ainsi maximale même dans les petites zones, y compris les sites de reproduction possibles, qui représentent un refuge pour les couples reproducteurs.