

Dispersion sur une longue distance d'un loup secouru des Apennins du Nord aux Alpes occidentales

Management and Conservation Note

Long-Distance Dispersal of a Rescued Wolf From the Northern Apennines to the Western Alps

PAOLO CIUCCI,¹ *Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Sapienza Università di Roma, Roma, 00185, Italy*

WILLY REGGIONI, *Parco Nazionale dell'Appennino Tosco-Emiliano, Cervarezza Terme, Reggio Emilia, 42032, Italy*

LUIGI MAIORANO, *Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Sapienza Università di Roma, Roma, 00185, Italy*

LUIGI BOITANI, *Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Sapienza Università di Roma, Roma, 00185, Italy*

JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT 73(8):1300–1306; 2009 DOI: 10.2193/2008-510

Résumé

En utilisant la technologie du système de positionnement global, nous avons documenté la dispersion sur une longue distance d'un loup (*Canis lupus*) depuis le nord des Apennins en Italie jusqu'aux Alpes occidentales en France. Il s'agit du premier rapport sur la dispersion à longue distance de loups dans les paysages dominés par l'homme en Europe méridionale, fournissant des preuves concluantes que la population de loups en expansion dans les Alpes provient de la population source des Apennins par recolonisation naturelle. En traversant 4 grandes autoroutes à 4 voies, des zones agricoles et plusieurs juridictions régionales et provinciales, la trajectoire de dispersion du loup **M15** a révélé un lien unique et étroit reliant les populations de loups des Apennins et des Alpes. Cette connectivité doit être assurée pour permettre un flux génétique modéré entre les 2 populations et contrecarrer les effets potentiels de **goulot d'étranglement** et de réduction de la variabilité génétique de la population de loups des Alpes. Le cas que nous rapportons est un exemple de l'efficacité des données concrètes pour atténuer les controverses publiques liées aux processus naturels d'expansion et de recolonisation des populations de grands carnivores. En outre, en mettant en évidence la **connectivité** entre ces deux populations de loups transfrontalières, nous suggérons que la documentation de la dispersion sur de longues distances est particulièrement importante pour soutenir les programmes de gestion transfrontaliers basés sur les populations.

INTRODUCTION

La dispersion affecte fortement la dynamique des populations, la distribution, le flux génétique, l'organisation spatiale et sociale, ainsi que les effets de colonisation et de sauvetage (Howard 1960, Wolff 1977), et les loups (*Canis lupus*) sont de bons candidats pour l'étude de la dispersion (Fuller et al. 2003). En conséquence, différents aspects de la dispersion des loups ont été rapportés à la fois pour l'Amérique du Nord (Gese et Mech 1991, Boyd et Pletscher 1999, Fuller et al. 2003, Mech et Boitani 2003) et l'Europe du Nord (Wabakken et al. 2001, 2006 ; Kojola et al. 2006), mais très peu d'informations sont disponibles pour l'Europe centrale et méridionale (Blanco et Cortés 2007), où la densité humaine plus élevée et les caractéristiques anthropiques peuvent affecter la dispersion des loups dans une bien plus grande mesure. De plus, comme les contraintes logistiques et techniques ne permettaient pas, jusqu'à récemment, d'étudier en détail la dispersion à longue

distance des loups (Merrill et Mech 2000, Blanco et al. 2005), il est difficile de comprendre pleinement les mécanismes de dispersion des loups et de prédire les liens paysagers (Fuller et al. 2003).

L'avènement de la technologie GPS (Global Positioning System) a permis de mieux comprendre la dispersion des loups et la **connectivité** entre des populations de loups disjointes (Kojola et al. 2006, Wabakken et al. 2006). L'analyse des **trajectoires** de dispersion détaillées révélées par le GPS peut fournir des informations sur la façon dont un animal perçoit et se déplace dans le paysage (With 1994, Nams 2005). **En particulier, les trajectoires de dispersion sur de longues distances peuvent révéler quelles parties du paysage assurent encore la connectivité entre des populations non contiguës** (Graves et al. 2007).

Ces connaissances sont particulièrement utiles dans les paysages dominés par l'homme, où des interventions de gestion spatialement explicites pourraient améliorer la préservation et la **fonctionnalité** des liens existants pour la viabilité à long terme des **métapopulations** (Beier et al. 2006). Pour les populations de loups non contiguës à travers des juridictions internationales, la documentation de la dispersion à longue distance est également particulièrement critique, car elle fournit des preuves de leur connectivité génétique et démographique, soutenant ainsi le besoin de programmes de gestion inter-états basés sur les populations (Boitani 2003, Linnell et al. 2007).

Dans le sud de l'Europe, la dispersion à longue distance des loups a récemment été déduite à partir de données génétiques non invasives de la population de loups en expansion naturelle dans les Alpes Italiennes, Françaises et Suisses (Lucchini et al. 2002, Valière et al. 2003, Fabbri et al. 2007). **Bien que ces études aient clairement indiqué que les loups des Alpes étaient génétiquement originaires de la population source des Apennins, elles n'ont pas révélé de trajectoires de dispersion ni de preuves suffisantes pour résoudre le débat animé sur l'origine des loups recolonisateurs en France** (Spagnou 2003*a*). Alors que les opposants au loup n'excluaient pas le lâcher illégal de loups captifs (Lucchini et al. 2002), certains experts locaux étaient sceptiques quant à la possibilité que des loups provenant des Apennins puissent traverser avec succès les Apennins Liguriens, étroits et altérés, pour atteindre les Alpes (Zunino 2003, cité dans Spagnou 2003*b*, in litteris).

En utilisant la télémétrie GPS, nous documentons ici le premier rapport de dispersion de loups sur de longues distances depuis le nord des Apennins en Italie vers les Alpes occidentales en France. Bien qu'il ne s'agisse que d'un seul événement, ce cas prouve que la population transfrontalière de loups dans les Alpes occidentales pourrait être issue naturellement de disperseurs à longue distance de la population source des Apennins. La trajectoire de dispersion des loups que nous rapportons démontre directement qu'un lien unique et étroit relie encore les 2 populations de loups à travers un paysage hautement hétérogène et dominé par l'homme.

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons défini la zone d'étude par les emplacements les plus éloignés du loup dispersé (Fig. 1), notamment le nord des Apennins, en Italie, et une partie du sud-ouest des Alpes, de l'autre côté de la frontière entre l'Italie et la France. Ces deux zones sont caractérisées par un terrain accidenté et montagneux, avec des altitudes allant jusqu'à 1 978 m dans les Apennins et 3 084 m dans les Alpes. Les forêts de feuillus (principalement des hêtres, *Fagus sylvatica*) couvraient environ 51% des

Apennins, tandis que les Alpes présentaient une couverture forestière de 66%, composée principalement de conifères (*Abies alba*, *Larix decidua*) et, à plus basse altitude, de feuillus (*F. sylvatica*, *Acer platanoides*, *Betula pubescens*). Les sangliers (*Sus scrofa*), les chevreuils (*Capreolus capreolus*) et les cerfs (*Cervus elaphus*) étaient localement abondants et fortement utilisés par les loups, tant dans le nord des Apennins (Meriggi et al. 1996) que dans les Alpes (Marucco 2003, Gazzola et al. 2005). Le bétail, principalement des bovins en liberté, était à la disposition des loups toute l'année, en particulier dans le nord des Apennins. La distribution du loup dans la partie alpine de la zone d'étude était continue et en expansion (Lucchini et al. 2002, Marucco 2003, Valière et al. 2003) mais elle était séparée de la population source des Apennins par un écart de plus de 200 km (Fabbri et al. 2007).

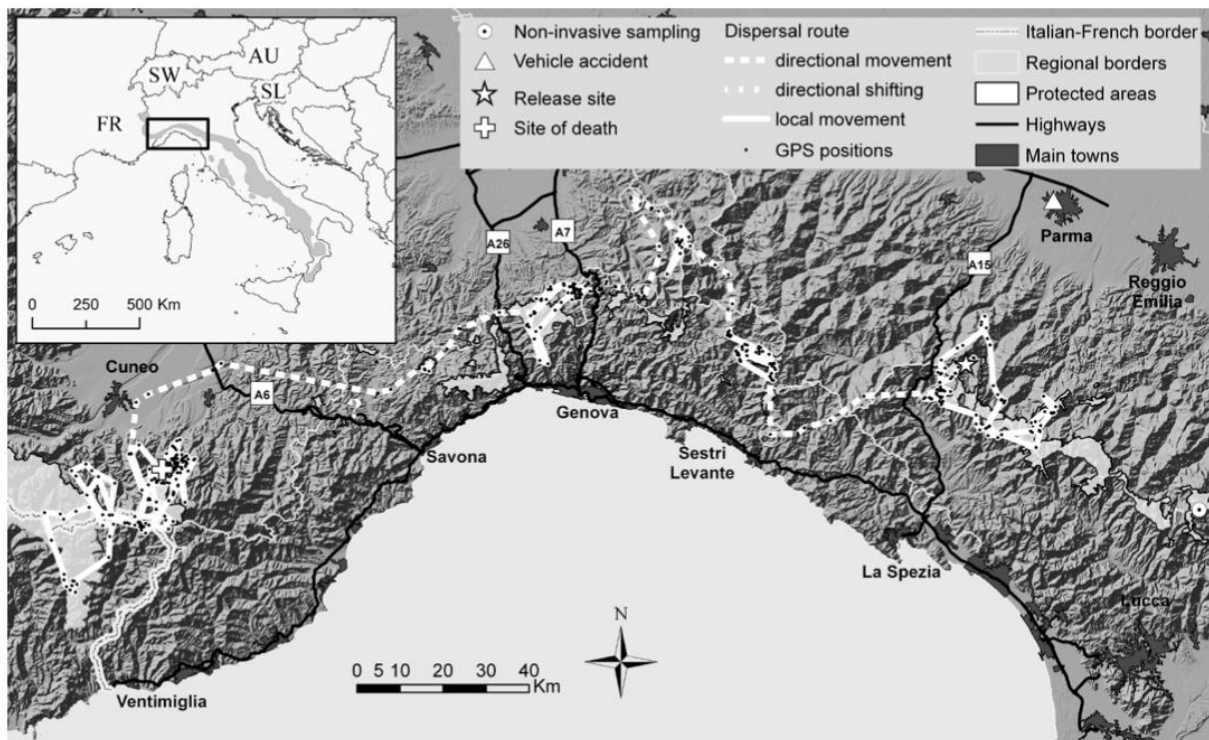


Figure 1. Trajectoire de dispersion à longue distance estimée par le Global Positioning System (GPS) du louveteau M15, du nord des Apennins (Italie) aux Alpes occidentales en passant par la frontière Franco-Italienne (11 mars 2004-22 janvier 2005). Seules les villes sélectionnées (i.e., >10,000 habitants) et les principales zones protégées proches de la trajectoire de dispersion sont représentées. Les cercles ouverts montrent les angles de virage prononcés pendant la dispersion directionnelle, tandis que le point d'interrogation correspond à 4 jours de données manquantes (22-25 sept. 2004)

Suite à l'expansion de la population de loups dans les Apennins centraux au cours des 30 dernières années (Boitani et Ciucci 1993), l'aire de répartition des loups dans les Apennins septentrionaux était continue jusqu'à environ 44°40'N de latitude nord (Ciucci et al. 2003) au moment de l'étude. Cependant, on pense qu'elle est plus discontinue le long de la partie étroite et la plus au nord-ouest de la chaîne des Apennins (Meriggi et al. 2002). La couverture neigeuse s'étendait généralement de novembre et décembre à avril dans les Alpes et de décembre et janvier à mars dans le nord des Apennins. La densité humaine était en moyenne de 52,8 (\pm 346,5 SD) et 50,1 (\pm 307 SD) personnes/km² dans les Apennins et dans les Alpes, respectivement, bien que sa dispersion varie considérablement à l'échelle locale. Les densités moyennes de routes permanentes (autoroutes, autres routes pavées et routes non pavées améliorées praticables par des véhicules à deux roues motrices ; Mladenoff et al. 1995) étaient de 2,98 km/km² et de 1,97 km/km² dans les Apennins et dans les Alpes, respectivement. L'agriculture et les autres types de couverture anthropique

représentaient un peu plus de 50% dans les Apennins, mais moins de 10% dans les Alpes (Falcucci et al. 2007). La partie Italienne de la zone d'étude comprenait 5 unités administratives régionales et plusieurs autres provinciales, chacune ayant sa propre juridiction en matière d'utilisation des terres et de gestion de la faune, ainsi que plusieurs zones protégées (1 699 km² ; 14% de la zone d'étude ; Fig. 1).

MÉTHODES

Le 11 mars 2004, nous avons relâché dans les Apennins septentrionaux un louveteau mâle **M15** de 28 kg (10 mois, âge estimé par l'éruption et l'usure des dents ; Gipson et al. 2000) sauvé le 24 février 2004 d'un accident de véhicule dans la périphérie de la ville de Parme (Fig. 1). L'examen immédiat après le sauvetage a révélé une hémorragie externe et interne limitée, et une légère boiterie à la patte avant gauche (G. M. Pisani, Province de Parme, communication personnelle). Afin d'éviter les risques d'accoutumance humaine, nous avons déplacé le loup en moins de 24 heures dans une petite cabane en pierre isolée dans une zone protégée voisine (Parc régional Cento Laghi) dans le nord des Apennins, car le loup donnait des signes de rétablissement rapide. Nous avons nourri M15 avec des animaux tués sur la route (chevreuils) et évalué son état en l'observant à distance tous les 1 à 2 jours (M. Andreani, Parc régional Cento Laghi, communication personnelle). Après 15 jours, comme le loup se rétablissait rapidement, nous l'avons relâché dans un endroit sûr à proximité, situé dans l'interstice entre les territoires de 2 meutes de loups (Ciucci et al. 2003). Au moment de la libération, nous avons administré un sédatif (médétomidine et kétamine, antagonisé par de l'atipamezole ; Kreeger et al. 2002) et équipé le loup M15 d'un collier GPS-Direct Televilt (Lindesberg, Suède). Bien que le territoire natal du loup M15 soit inconnu, son génotype 12-microsatellites correspondait à un génotype connu (E. Randi, National Institute of Wildlife, communication personnelle), dont l'échantillon fécal correspondant avait été précédemment (6 déc. 2003) collecté à environ 80 km au sud-est le long de la chaîne des Apennins septentrionaux (D. Pagliai, Alto Appennino Modenese Regional Park, communication personnelle ; Fig. 1). Il est donc plausible que le loup M15 soit issu d'une des meutes présentes dans cette portion des Apennins (Ciucci et al. 2003).

Nous avons récupéré les données, y compris la localisation, la date, l'heure et les estimations de la qualité de la position (2D, 3D et 3D+), du collier par l'intermédiaire du système mondial de communications mobiles (GSM). Nous avons accordé 180 secondes pour chaque tentative de localisation et avons programmé le collier pour acquérir des positions à intervalles de 4 heures (jusqu'au 4 mai 2004) et de 12 heures (après le 5 mai 2004). **Les équipes de terrain ont examiné des groupes de positions GPS pendant la période suivant la libération, aux passages d'autoroute et après l'installation.** Nous avons définitivement perdu le contact GSM avec le collier le 22 janvier 2005, mais ce n'est que le 18 février 2005 que l'équipe de terrain a localisé la carcasse du loup M15 en se dirigeant vers le signal très haute fréquence. Lorsqu'il a été trouvé, le loup était probablement mort 10 jours auparavant et avait été entièrement dévoré par les charognards, ce qui rendait impossible la détermination de la cause de la mort.

Nous avons projeté les emplacements du loup M15 dans ArcGis 9.2, en supposant que l'imprécision de la position GPS était négligeable à l'échelle de notre analyse (plage prévue : <30 m à <99 m 95% du temps pour les positions 3D et 2D, respectivement ; Dussault et al. 2001, D'Eon et al. 2002). Nous avons analysé la trajectoire globale de dispersion en utilisant les positions enregistrées à des intervalles d'échantillonnage de 12 heures ($n = 484$; 07h30 et 19h30), y compris

celles sous-échantillonnées, aux mêmes intervalles de temps, à partir de l'ensemble de données d'échantillonnage de 4 heures ($n = 94$).

Nous avons défini la dispersion natale comme le mouvement unidirectionnel du site de lâcher (ou de naissance présumée) vers un domaine vital indépendant, où le loup M15 se serait vraisemblablement reproduit s'il avait survécu (Gese et Mech 1991, Boyd et Pletscher 1999, Wabbaken et al. 2006, Blanco et Cortés 2007). Nous avons quantifié le déplacement net global comme la plus grande distance euclidienne parcourue entre le site de lâcher et l'endroit le plus éloigné le long de la trajectoire de dispersion. Différemment, nous avons quantifié la distance nette de dispersion comme étant la plus grande distance euclidienne parcourue entre le site de lâcher et la moyenne harmonique du domaine vital final (Kenward et al. 2002). Nous avons approximé les distances minimales parcourues comme étant la somme des distances euclidiennes parcourues entre des emplacements successifs de 12 heures. Les tentatives de GPS échouées ($n = 128$) comprenaient principalement des localisations uniques ($n = 110$), et seulement 14% comprenaient 2 localisations successives. Dans le cas où un emplacement était manquant, nous l'avons estimé par interpolation linéaire entre les emplacements successifs (Ciucci et al. 1997, Stoner et al. 2007) afin d'assurer un intervalle d'échantillonnage constant pour l'ensemble des analyses de la trajectoire de déplacement (voir ci-dessous).

Pour explorer les schémas de déplacement pendant la dispersion, nous avons inspecté visuellement les discontinuités de la courbe de déplacement net cumulé, car elles reflètent des différences dans le taux et l'étendue du déplacement géographique (Fig. 2). En délimitant séquentiellement les modèles indiquant l'utilisation de la même zone générale (c.-à-d. peu ou pas d'augmentation du déplacement net) de ceux reflétant un déplacement constant à partir du site de libération (c.-à-d., pas de retour aux zones précédemment visitées), nous avons ainsi identifié 11 phases de dispersion, chacune présentant 1 des 4 schémas de déplacement différents (Fig. 2) : **1**) des mouvements locaux, avec un comportement spatial plus ou moins localisé et une utilisation récurrente de la même zone générale ; **2**) des mouvements directionnels, avec des déplacements constants dans une direction prédominante ; **3**) des déplacements directionnels, un schéma intermédiaire entre les 2 précédents, lorsque le loup M15 déplace progressivement une zone d'activité restreinte dans une direction ; et **4**) des mouvements de type domaine vital, similaires aux mouvements locaux mais plus localisés, d'étendue réduite et sur une période de temps prolongée. Nous avons considéré les mouvements de type domaine vital comme une indication de colonisation (Gese et Mech 1991, Mech et Boitani 2003). Pour mieux caractériser le modèle de dispersion en plusieurs étapes (sensu Wabbakken et al. 2006), nous avons utilisé des métriques linéaires, fractales et circulaires pour décrire les phases de dispersion.

RÉSULTATS

En 318 jours depuis sa libération (11 mars 2004 → 22 janvier 2005), le collier du loup M15 a acquis 653 localisations, avec un taux d'acquisition de 76,1%. Le taux d'acquisition ne diffère pas entre les horaires GPS de 4 heures et de 12 heures ($G_{adj,1} = 1.02$, $P = 0.31$), ni entre la saison des feuillus (juin-octobre) et la saison sans feuillus (novembre-mai) ($G_{adj,1} = 2.19$, $P = 0.14$). Lors de l'échantillonnage de 12 heures, le taux d'acquisition des emplacements GPS était plus élevé le soir (83,5%, à 19h30) que le matin (72,2%, à 07h00 ; $G_{adj,1} = 9,34$, $P = 0,002$). La plupart des emplacements (66,6%) étaient de haute précision (3D, 3D+), et leur proportion n'était pas affectée par l'intervalle d'échantillonnage ($G_{adj,1} = 0,11$, $P = 0,74$) ou la saison végétative ($G_{adj,1} = 0,52$, $P =$

0,47). Depuis le déploiement, les deux mesures de la performance du GPS n'ont pas varié avec l'augmentation de la décharge de la batterie sur une base mensuelle (taux d'acquisition : $F_{1,9} = 0,08$, $P = 0,78$; proportion d'emplacements 3D : $F_{1,9} = 0,05$, $P = 0,82$).

Après le lâcher, le loup M15 a passé environ 2 mois à errer au nord, à l'est et au sud-est du site de lâcher dans une zone d'environ 514 km², où nous savions qu'au moins 3 autres meutes existaient (Fig. 1). Durant cette période, au moins 8 investigations au sol sur des clusters ≥ 2 localisations, en partie aidées par la neige, ont fourni la preuve que le loup M15 se déplaçait seul et se nourrissait de chevreuils, de sangliers, et occasionnellement de carcasses de bétail (M. Andreani, communication personnelle). Le loup M15 a ensuite abandonné cette zone et a commencé à se déplacer à un rythme plus rapide dans une direction ouest-nord-ouest le long des Apennins, pour finalement atteindre les Alpes Françaises le 2 octobre 2004, environ **7 mois** après sa libération. Le loup M15 a ensuite flotté pendant environ un mois à travers la frontière Italo-Française, utilisant une zone d'environ 694 km² dans la même localité générale où, en 1993, le premier échantillon génétique non invasif d'un loup en recolonisation a été collecté (Valière et al. 2003). Nous savions qu'un minimum de 3 meutes résidaient dans cette zone au moment de l'arrivée du loup M15 (Wolf Alpine Group 2004). 8 mois après le lâcher, le loup M15 a finalement commencé à restreindre ses mouvements et s'est installé sur le versant Italien des Alpes pendant 2,5 mois, se taillant un domaine vital (noyau fixe à 95%) de 71,8 km² dans une zone située entre 2 meutes de loups résidentes. Depuis décembre 2004, une équipe de terrain a étudié les traces du loup M15 dans la neige (16 sessions, 44 km), et a révélé que dans 88% de ces sessions, le loup M15 était associé à un autre loup (F. Marucco, Piemonte Large Carnivores Project, communication personnelle). Un génotypage non invasif a ensuite confirmé qu'au 16 janvier 2005, le loup M15 s'était associé de façon permanente au loup F70, une femelle d'un an d'une des meutes résidentes (M. Schwartz, Rocky Mountain Research Station, communication personnelle). Le même hiver, la louve F70 a été suivi seul à partir du 9 février (F. Marucco, communication personnelle), probablement suite à la mort du loup M15.

L'endroit le plus éloigné atteint par le loup M15 au cours de sa dispersion se trouvait sur le versant Français des Alpes occidentales, pour un déplacement net maximal de 217,3 km. Inversement, la distance de dispersion nette était de **186,8 km**, en considérant le site de lâcher, ou de 239,7 km par rapport à l'aire de répartition natale putative (Fig. 1). La distance nette de dispersion à partir du site de lâcher correspondait à une distance minimale parcourue de 958 km, qui, corrigée par un facteur de 1,3 (Musiani et al. 1998, Wabakken et al. 2006), donne une estimation de **1245,3 km** réellement parcourus.

Le déplacement géographique pendant la dispersion n'était pas constant dans le temps, et les discontinuités dans le déplacement net cumulé indiquaient 11 phases de dispersion séquentielles (Fig. 2). En excluant le déplacement directionnel pour lequel les données étaient incomplètes, les mouvements directionnels ($n = 4$ phases) ont le plus contribué à la distance nette ($\bar{X} = 44,9$, SD = 37,8 km/phase) et quotidienne ($\bar{X} = 8,6$, SD = 0,6 km/jour), tandis que les déplacements **locaux** ($n = 5$, à l'exclusion des déplacements de type domaine vital) ont moins contribué ($\bar{X} = 20,1$, SD = 10,4 km/phase, et $\bar{X} = 3,4$, SD = 1,2 km/jour pour les déplacements **nets** et **quotidiens**, respectivement). En conséquence, les phases comportant des déplacements **localisés** ($n = 5$) étaient en moyenne plus tortueuses que les déplacements **directionnels** ($n = 4$; D fractal : $\bar{X} = 1,52$, SD = 0,21, et $\bar{X} = 1,20$, SD = 0,06, respectivement ; $t_7 = -2,96$, $P = 0,021$; Tableau 1). Pendant les phases localisées, le loup M15 a parcouru des distances minimales de 5,7-16,4 km/jour, ce qui

indique qu'il n'était pas stationnaire mais se déplaçait intensivement dans la même zone générale, peut-être à la recherche d'autres loups ou de ressources. **Considérées individuellement, les phases directionnelles avaient une direction de déplacement prédominante** ($0,20 \leq r \leq \text{Rayleigh } \chi_{5-14} \leq 6,79$, $0,001 \leq P \leq 0,05$), alors que les phases localisées n'ont pas révélé de directionnalité particulière ($0,02 \leq r \leq 0,15$; $0,00 \leq \text{Rayleigh } \chi_{10-112} \leq 1,16$, $P > 0,05$). En conséquence, les phases directionnelles présentaient une faible dispersion angulaire ($r = 0,81$) et un gisement global de $266,1^\circ\text{N}$ ($\text{SD} = 37,1^\circ\text{N}$; test de Moore : $R_5 = 1,10$, $P < 0,05$), alors que, en revanche, les phases localisées ne présentaient pas de gisement préférentiel de déplacement (test de Moore : $R_6 = 0,47$, $P > 0,50$).

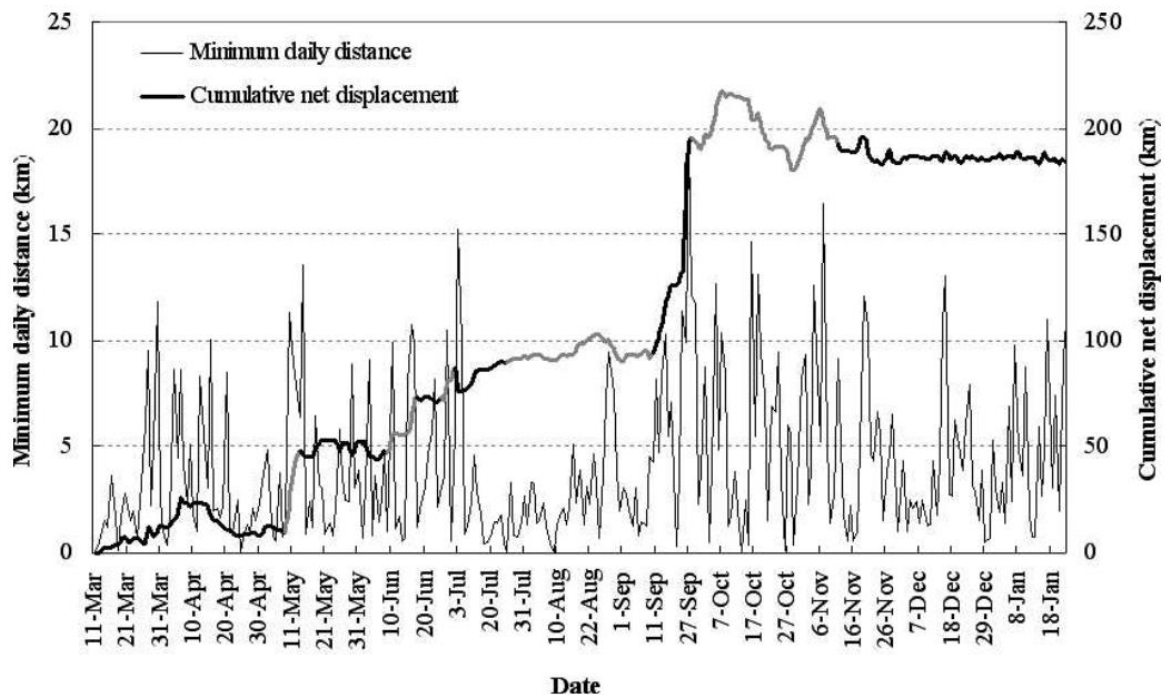


Figure 2. Distance quotidienne minimale et déplacement net cumulé parcouru par le loup M15 depuis le site de lâcher pendant sa dispersion révélée par le Global Positioning System, du nord des Apennins (Italie) vers les Alpes occidentales (France et Italie ; 11 mars 2004-22 janvier 2005). Nous avons identifié 11 phases de dispersion sur la base de discontinuités dans la courbe de déplacement net cumulé, et elles sont représentées par des sections alternées noires et grises (cf. Tableau 1)

La trajectoire de dispersion du loup M15 s'étendait à travers la chaîne principale des Apennins, avec un gisement moyen global de $264,5^\circ\text{N}$, à des altitudes allant de 270 m à 2664 m. Au cours de la dispersion directionnelle, 3 angles de virage prononcés (phases 2 et 6 ; $\bar{X} = 124,2^\circ\text{N}$, $\text{SD} = 24,8^\circ\text{N}$, en valeurs absolues) étaient en moyenne plus grands (test de Watson et William : $F_{1,36} = 14,89$, $P < 0,001$) que la moyenne globale des mouvements directionnels ($\bar{X} = 44,8^\circ\text{N}$, $\text{SD} = 37,6^\circ\text{N}$, $n = 40$), **ce qui suggère que le loup tente de rediriger et de maintenir ses déplacements le long de la chaîne principale des Apennins lorsqu'il atteint des altitudes plus basses ou des zones de plus en plus développées** (Fig. 1).

Au cours de sa dispersion, le loup M15 a traversé 2 unités administratives nationales, 5 régionales et plusieurs provinciales, et s'est approché jusqu'à 0,8-5 km de grandes villes comme Cuneo et Gênes. Le loup a franchi plusieurs barrières potentielles, dont 4 autoroutes à 4 voies clôturées (le volume du trafic en juillet-septembre 2004 était compris entre 49 928 et 143 081 véhicules/jour ;

AIS- CAT 2004), plusieurs voies ferrées principales et de nombreuses routes pavées nationales, provinciales et locales. Le loup M15 a traversé les autoroutes avec une apparente facilité (≤ 12 -24 heures) et, d'après les enquêtes de terrain, a systématiquement utilisé les passages souterrains, qui sont fréquent le long des autoroutes dans ces régions montagneuses. A titre d'exception, le loup M15 s'est regroupé pendant 4 jours à 700-1100 m à l'est de l'autoroute A7 avant de la traverser. Bien que nous ne puissions pas exclure la présence d'une carcasse à cet endroit, la juxtaposition de l'autoroute, d'une route d'état à deux voies non clôturées, d'une voie ferrée et d'une rivière, le tout au fond d'une vallée abrupte flanquée de berges en béton de 0,10 m de haut, a pu représenter un sérieux défi pour le loup M15, retardant ainsi ses déplacements. Au bord des Apennins du nord-ouest, alors qu'il se déplaçait en direction du sud-ouest, le loup M15 a tourné vers le nord-ouest avant de traverser l'autoroute A6, atteignant ainsi la partie la plus occidentale de la vallée du Pô à des altitudes aussi basses que 300 m. Malheureusement, ayant perdu les données GSM pendant cette période (22-25 septembre 2004), nous ne pouvons pas évaluer si ce changement de direction a pu résulter d'un échec dans la négociation d'une route plus directe pour traverser l'autoroute A6 (Fig. 1). Cependant, le loup M15 a traversé l'autoroute A6 plus au nord, en utilisant le drainage de 900 m de large, riche en végétation riveraine, de la rivière Pesio qui passe sous l'autoroute. En suivant le même drainage sur 11 km supplémentaires, le loup M15 a finalement atteint la périphérie densément peuplée de Cuneo, où il a tourné vers le sud pour finalement atteindre les Alpes en moins de 48 heures (Fig. 1). Dans cette zone fortement cultivée et développée, le loup M15 a voyagé à un rythme rapide pendant la nuit (15-16 km/nuit) et s'est reposé pendant la journée, en utilisant les plantations de maïs épaisses et localement répandues.

Tableau 1. Phases séquentielles de la dispersion du loup M15 du nord des Apennins (Italie) à l'ouest des Alpes (France) sur la base de 484 positions GPS acquises à 12 heures d'intervalle (mars 2004 - janvier 2005)

Movement pattern	Dispersal phase	Date	No. GPS locations	Net displacement (km) ^a		Min. distance traveled (km) ^b					Directionality		
				Greatest	Day ⁻¹	Daily					Fractal-D ^c	Mean vector	Mean bearing (°N) ^d
						Total	Mean	SD	Min.	Max.			
Local	1	11 Mar–7 May	98	25.6	0.4	173.2	3.0	2.8	0.1	11.8	1.45	0.05	59.7
Directional	2	8–14 May	7	39.9	5.7	54.8	7.8	2.9	5.6	13.5	1.23	0.76	262.7*
Local	3	15 May–13 Jun	55	13.9	0.5	92.2	3.1	2.6	0.1	9.9	1.81	0.14	295.8
Directional	4	14–17 Jun	7	24.6	6.2	28.5	7.1	3.7	3.2	10.7	1.16	0.81	331.0**
Local	5	18–27 Jun	12	8.0	0.8	29.8	3.0	2.4	0.6	5.7	1.34	0.01	111.0
Directional	6	28 Jun–4 Jul	10	15.5	2.2	42.0	6.0	5.0	0.6	15.2	1.27	0.20	251.9
Directional shifting	7	5–26 Jul ^e	23	12.8	0.6	20.1	0.9	0.7	0.1	2.1	1.24	0.32	268.2
Local	8	27 Jul–12 Sep	74	18.4	0.4	127.0	2.6	2.1	0.1	9.5	1.34	0.06	250.4
Directional	9	12–28 Sep ^f	16	99.6	5.9	117.4	6.9	4.7	0.8	19.5	1.13	0.65	242.4***
Local	10	28 Sep–11 Nov	71	34.7	0.8	256.5	5.7	4.2	0.1	16.4	1.64	0.01	57.3
Home-range like	11	12 Nov–22 Jan	114	9.5	0.1	285.0	4.0	3.1	0.5	13.0	1.91	0.07	110.8

^a Déplacement net le plus important par rapport au premier emplacement de la phase actuelle.

^b Distances euclidiennes cumulatives additionnées sur les emplacements successifs.

^c Par la méthode de la moyenne fractale (Nams 1996) en utilisant FRACTAL. Les échelles minimale et maximale ont été limitées respectivement par la taille moyenne des pas et par un tiers de la longueur totale du chemin (With 1994), et 10 longueurs de diviseur ont été utilisées pour mesurer la longueur de chaque chemin de mouvement.

^d Valeurs marquées de distributions angulaires différentes de l'uniforme attendu (test de Rayleigh ; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,001$).

^e Les données du 8-14 juillet ont été perdues en raison d'une panne de téléchargement.

^f Les données du 22-25 septembre ont été perdues en raison d'un échec du téléchargement.

DISCUSSION

Étant basée sur un loup secouru, notre étude diffère des autres études de dispersion de loups basées sur la télémétrie (Boyd et Pletscher 1999, Kojola et al. 2006, Wabakken et al. 2006, Blanco et Cortés 2007). Nous ne pouvons donc pas exclure que les distances de dispersion réelles étaient plus élevées que celles rapportées, ou que les événements préalables au lâcher (accident de véhicule, sauvetage et récupération) aient pu influencer dans une certaine mesure le comportement de dispersion ultérieur du loup M15. Néanmoins, le comportement naturel de dispersion observé soutient l'idée que la manipulation limitée et l'absence de contact avec l'homme pendant la brève récupération ont permis d'éviter les effets de conditionnement ou d'accoutumance.

Bien que nos résultats soient basés sur un seul cas, ils fournissent des preuves claires que les loups peuvent se disperser à travers les paysages dominés par l'homme dans le nord des Apennins. La trajectoire de dispersion du loup M15 démontre directement qu'un **lien fonctionnel** existe toujours entre les populations de loups des Apennins et des Alpes. Ceci avait été précédemment déduit d'études génétiques, sur la base desquelles une dispersion **unidirectionnelle** et à dominante masculine à partir de la population des Apennins aurait pu se produire de manière répétée à un taux de 1,25-2,5 loups/génération (Fabbri et al. 2007).

Bien que les loups puissent se disperser jusqu'à 390-1 092 km (Boyd et Pletscher 1999, Wabakken et al. 2006), le loup M15 a parcouru une distance de dispersion supérieure à la moyenne rapportée pour les loups des paysages plus vierges d'Amérique du Nord (77-113 km ; Gese et Mech 1991, Boyd et Pletscher 1999, Mech et Boitani 2003) et d'Europe du Nord (99 km ; Kojola et al. 2006). Cette distance de dispersion est la plus élevée jusqu'à présent documentée au moyen de la télémétrie dans les paysages à dominante humaine du sud de l'Europe (Espagne : Blanco et Cortés 2007 ; Italie : P. Ciucci, Université Sapienza de Rome, données non publiées).

Les loups qui se dispersent semblent maximiser les opportunités de reproduction plutôt que l'acquisition de ressources (Boyd et al. 1995, Wydeven et al. 1995, Mech et Boitani 2003). Ils peuvent donc parcourir de longues distances en raison de la faible probabilité de trouver un partenaire (Boyd et Pletscher 1999, Wabakken et al. 2006). Cependant, non seulement l'attraction de conspécifiques (Boyd et Pletscher 1999, Blanco et Cortés 2007), mais la topographie plus accidentée et irrégulière de la chaîne des Apennins au nord du site de lâcher peut avoir influencé à la fois la distance et la direction de la dispersion du loup M15. De la même manière que les loups qui se dispersent dans le Montana, aux États-Unis, qui utilisent une bande étroite le long de la chaîne des Rocheuses où d'autres loups sont présents (Boyd et al. 1995), les mouvements du loup M15 semblent être canalisés le long de l'étroite bande des Apennins septentrionaux, confirmant un effet de **corridor** précédemment postulé de cette portion des Apennins entre les populations de loups des Apennins et des Alpes (Mech et Boitani 2003, Fabbri et al. 2007).

La dispersion du loup M15 confirme la capacité des loups à traverser des zones que l'on croyait jusqu'alors constituer des barrières, comme les zones ouvertes, agricoles et développées, ou d'autres infrastructures linéaires (Mech et al. 1995, Merrill et Mech 2000, Fuller et al. 2003, Valière et al. 2003, Blanco et al. 2005). Ailleurs, cependant, les autoroutes avec des volumes de trafic beaucoup plus faibles (4 000 véhicules/jour) agissent comme des barrières aux déplacements des loups par le biais de la mortalité directe (Paquet 1993) et de la réduction des taux de déplacement (Alexander et al. 2005). Bien que nous ne puissions pas déduire des réponses au niveau de la population à partir d'un événement unique, nous pensons que dans les Apennins, la traversée des autoroutes peut être facilitée par des mesures d'atténuation naturelles fournies par les nombreux passages inférieurs ou

supérieurs largement négociables par les loups lors de leurs déplacements. Néanmoins, comme l'illustre la traversée de l'autoroute A7 par le loup M15, la juxtaposition locale de plusieurs structures linéaires peut représenter un obstacle plus difficile à franchir, en particulier pour les loups dispersés sans connaissance spatiale préalable de la zone (voir également Blanco et al. 2005).

Implications en termes de gestion

La dispersion du loup M15 démontre de manière concluante que les loups des Apennins peuvent se déplacer à travers le paysage altéré de la chaîne des Apennins Liguriens pour atteindre les Alpes, soutenant les conclusions précédemment déduites des études génétiques sur la recolonisation naturelle des Alpes par des loups des Apennins se dispersant sur de longues distances (Lucchini et al. 2002, Valière et al. 2003, Fabbri et al. 2007). Parce que nous avons rendu public le cas du loup M15 après sa mort, il a été rapporté par la plupart des médias d'information nationaux et locaux en France, qui ont présenté ce cas comme une preuve du retour naturel des loups dans les Alpes (B. Lequette, Parc national du Mercantour, communication personnelle). En conséquence, les bergers et les organisations d'éleveurs ont également cessé de soutenir ouvertement l'hypothèse de la réintroduction artificielle. Les données concrètes d'un seul loup l'ont emporté sur toutes les déductions logiques et biologiques proposées par les scientifiques sur l'expansion naturelle de l'aire de répartition du loup dans le nord de l'Italie et dans les Alpes (Lucchini et al. 2002, Valière et al. 2003). L'acceptation du processus de recolonisation naturelle implique que les loups des Alpes sont entièrement protégés par les dispositions de la directive Européenne sur l'habitat et qu'ils devraient être autorisés à établir une population viable. La preuve ultime de la continuité de l'habitat et de la population à travers la frontière Italo-Française a été déterminante pour inciter les autorités Italiennes, Françaises et Suisses à se réunir officiellement afin de discuter d'une feuille de route pour un plan de gestion commun de la population de loups des Alpes.

Dans cette perspective, la connectivité fonctionnelle entre les populations de loups des Apennins (source) et des Alpes (colonie) devrait être maintenue, au moins au taux actuel estimé (Fabbri et al. 2007), jugé suffisant pour contrecarrer les graves effets de **goulot d'étranglement** pour la population de loups des Alpes. Nos résultats ont contribué à mettre en évidence le lien paysager à travers les Apennins Liguriens pour sa préservation future et l'atténuation des obstacles potentiels.