

Les hommes et les loups : Les causes anthropiques sont un facteur important de la mortalité des loups dans les paysages dominés par l'homme en Italie

Global Ecology and Conservation 32 (2021) e01892

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Global Ecology and Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/gecco




Men and wolves: Anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy

Carmela Musto^{a,1,*}, Jacopo Cerri^{b,1}, Marco Galaverni^c, Romolo Caniglia^d, Elena Fabbri^d, Marco Apollonio^e, Nadia Mucci^d, Paolo Bonilauri^f, Giulia Maioli^f, Maria C. Fontana^f, Luca Gelmini^f, Alice Prospero^f, Arianna Rossi^f, Chiara Garbarino^f, Laura Fiorentini^f, Francesca Ciuti^g, Duccio Berzi^g, Giuseppe Merialdi^f, Mauro Delogu^a

^a Department of Veterinary Medical Sciences, University of Bologna, Bologna, Italy
^b Faculty of Mathematics, Natural Sciences and Information Technologies, University of Primorska, Koper, Slovenia
^c Direzione Scientifica, WWF Italia, Roma, Italy
^d Area per la Genetica della Conservazione BIO-CGE, Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale (ISPRA), Bologna, Italy
^e Department of Veterinary Medicine, University of Sassari, Sassari, Italy
^f Istituto Zooprofilattico Sperimentale della Lombardia e dell'Emilia-Romagna Bruno Ubertini, Brescia, Italy
^g Canislupus Italia, Firenze, Italy



Résumé

Au cours des 40 dernières années, le loup gris (*Canis lupus*) a recolonisé son aire de répartition historique en Italie, augmentant les interactions homme-prédateur. Cependant, les tendances temporelles et spatiales de la mortalité des loups, y compris la persécution directe et indirecte, n'ont jamais été résumées. Cette étude vise à combler cette lacune en se concentrant sur la situation des régions de Toscane et d'Emilie-Romagne, qui accueillent une proportion significative de la population Italienne de loups, en : (i) identifiant les causes prévalentes de la mortalité des loups, (ii) résumant leurs modèles temporels et spatiaux et (iii) appliquant des modèles linéaires généralisés spatialement explicites pour prédire la persécution des loups. Entre octobre 2005 et février 2021, 212 carcasses de loups ont été collectées et soumises à une nécropsie, étant impliquées dans des collisions avec des véhicules ($n = 104$), empoisonnées ($n = 45$), blessées par balle ($n = 24$) ou par des objets contondants ($n = 4$) et pendues ($n = 2$). **La proportion de loups tués illégalement n'a pas augmenté avec le temps. La plupart des événements de persécution se sont produits entre octobre et février.** Aucun de nos modèles candidats n'a été plus performant qu'un modèle nul et des covariables telles que la densité des élevages ovins, le nombre de prédateurs sur le bétail ou la densité humaine n'ont jamais été associées à la probabilité d'avoir tué illégalement des loups, à l'échelle de la commune. Nos résultats montrent que les corrélats conventionnels de la persécution des loups, associés à une proportion supposée élevée de carcasses non récupérées, ne permettent pas de prédire les abattages illégaux de loups dans les zones où l'espèce est devenue omniprésente. La distribution spatiale étendue des abattages illégaux indique que la persécution découle probablement de multiples types de conflits avec les humains, au-delà de ceux liés à l'élevage. La

conservation des loups en Italie devrait donc s'attaquer aux abattages cryptiques par des approches multidisciplinaires, telles que des protocoles nationaux partagés, des études socio-écologiques, le soutien de l'expérience des experts et des systèmes d'échantillonnage efficaces pour la détection des carcasses.

1. INTRODUCTION

Au cours des 40 dernières décennies, le loup gris (*Canis lupus*) a régulièrement étendu sa distribution à travers l'Europe occidentale grâce à une synergie de multiples facteurs, dont l'abandon des zones rurales marginales et la disponibilité accrue de zones non perturbées, un boom des populations d'ongulés, ainsi que la protection légale généralisée contre l'abattage non réglementé (Chapron et al., 2014 ; Linnell et al., 2020 ; Cimatti et al., 2021). Un tel mélange de dynamiques sociales et environnementales différentes, ainsi que l'énorme degré de flexibilité comportementale et écologique dont fait preuve l'espèce (par exemple, le régime alimentaire, Newsome et al., 2016 ; par exemple, la sélection de l'habitat, Muhly et al., 2019 ; Mancinelli et al., 2019), ont inversé la diminution et la fragmentation qui avaient caractérisé les populations de loups d'Europe occidentale pendant des siècles (Delibes, 1990 ; Mech, 1995 ; Dufresnes et al., 2018). Aujourd'hui, on estime que plus de 10 000 loups vivent au sein de l'Union Européenne et des Balkans (Boitani et Linnell, 2015).

Néanmoins, l'expansion des populations de grands carnivores en Europe pose des défis considérables à la gestion contemporaine de la faune sauvage (Mech, 2017). Comme dans d'autres régions du monde, les carnivores Européens peuvent porter atteinte aux activités humaines comme l'élevage (Van Eeden et al., 2018), et les loups ne font pas exception (Janeiro-Otero et al., 2020). En outre, l'évolution des orientations des valeurs de la faune sauvage (Manfredo et al., 2020), peut fragmenter les attitudes à l'égard de la présence des loups et compliquer leur gestion (Dressel et al., 2015).

Les loups vivant dans les régions à forte densité humaine du centre et du nord de l'Italie sont particulièrement exposés aux conflits avec les activités anthropiques, qui peuvent miner le soutien social à leur égard et déclencher des abattages illégaux. Dans les faits, la population Italienne de loups, après la saturation des zones non perturbées (Bassi et al., 2015), est maintenant répandue dans presque toute son aire de répartition historique (Galaverni et al., 2016), y compris dans les zones rurales et urbanisées (par exemple, la plaine du Pô) (Meriggi et al., 2020).

Cette expansion soulève de nombreuses questions sur les conflits avec les activités humaines. Jusqu'à présent, la plupart des études sur les conflits homme-loup en Italie se sont concentrées sur ceux avec le bétail (Ciucci et al., 2005 ; Berzi, 2010 ; Boitani et al., 2011 ; Meriggi et al., 2020). Cependant, dans ces nouvelles conditions écologiques, les loups sont susceptibles de soulever des conflits avec des activités humaines autres que l'élevage. Par exemple, l'augmentation de la distribution et de l'abondance des sangliers a conduit à la pratique à l'échelle nationale de battues avec des chiens impliquant l'abattage de centaines de milliers de sangliers chaque année, même autour des villes (par exemple, Toscane, 2018 ; Regione Toscana, 2018). Il est donc plausible que de nouveaux conflits entre loups et chasseurs aient émergé, à l'instar d'autres pays Européens où la chasse aux ongulés avec des chiens est répandue, ainsi que les chiens de chasse tués par des loups (Mykrä et al., 2017 ; Bassi et al., 2021). De plus, les loups de ces zones nouvellement colonisées sont plus susceptibles de souffrir d'appâts empoisonnés contre des chiens errants, ou

d'empoisonnements accidentels avec des pesticides et des anticoagulants (Bertero et al., 2020). Tester l'occurrence de ces conflits « cachés » est primordial pour la gestion du loup, car ils peuvent déclencher une persécution cryptique, un facteur limitant important pour le rétablissement du loup (Liberg et al., 2012), ou ils peuvent être politisés (Darimont et al., 2018) mettant à mal toute politique de gestion partagée de l'espèce.

Les populations de loups sont principalement soumises à des taux de mortalité **induits** par des causes naturelles (par exemple, des maladies) (Mech et al., 1998 ; Cubaynes et al., 2014 ; Barber-Meyer et al., 2021) ; cependant, les informations détaillées sur l'impact relatif de la mortalité anthropique sont encore rares dans les paysages Européens dominés par l'homme (Lovari et al., 2007a) et loin d'être triviales (Treves et al., 2017). Les connaissances actuelles sur les principales causes de mortalité des loups sont nécessaires pour déduire les facteurs limitants agissant sur cette espèce et essentielles pour mettre en œuvre des stratégies de conservation et de gestion efficaces.

Une autre lacune importante dans les connaissances, qui nuit aux stratégies ciblées de conservation du loup en Italie, est représentée par les informations limitées sur l'abondance de la population (Caniglia et al., 2012 ; Galaverni et al., 2016) et ses paramètres connexes (par exemple, les taux de naissance, de mortalité et de reproduction). En outre, on en sait encore moins sur l'état corporel individuel, en relation avec les caractéristiques environnementales du paysage. Les loups sont des carnivores insaisissables et strictement protégés, nécessitant des autorisations officielles des autorités nationales pour être capturés vivants à des fins scientifiques. En outre, l'effort nécessaire pour atteindre un nombre représentatif d'individus est considérable et les chercheurs sont constamment mis au défi d'obtenir des ensembles de données robustes et fiables (Ciucci et al., 2007).

Dans cette perspective, toute récupération de carcasses de loups constitue une source d'information importante (Lovari et al., 2007b). Outre la cause de la mortalité, de nombreuses autres informations pertinentes peuvent être obtenues à partir d'une carcasse de loup, notamment les blessures et pathologies supplémentaires, le sexe, l'âge et le poids. Une observation précise du phénotype peut également contribuer à évaluer les anomalies dans la coloration du pelage ou les caractéristiques corporelles susceptibles d'être attribuées à l'hybridation (Anderson et al., 2009 ; Galaverni et al., 2017). L'attribution de l'espèce ou de la sous-espèce, ainsi que les événements d'hybridation passés avec des chiens domestiques, peuvent être confirmés en appliquant des analyses moléculaires sur l'ADN obtenu à partir d'échantillons de sang ou de muscle (Randi et al., 2014 ; Caniglia et al., 2020). Enfin, il est possible d'étudier les conditions sanitaires, la présence de certains agents étiologiques (Oleaga et al., 2015) et de mener des investigations toxicologiques (Rubini et al., 2019). La nécropsie a pour fonction de confirmer les soupçons, tandis que les tests de laboratoire ultérieurs sur les échantillons organiques peuvent déterminer une éventuelle positivité à une substance toxique (Mariacher et Fico, 2017). Toute blessure, maladie ou trouble qui déclenche le déséquilibre physiologique conduisant directement à la mort de l'individu est défini comme la cause du décès (Brooks Brownlie et Munro, 2016).

L'aspect limitant de la collecte des carcasses est associé à leur détectabilité : c'est souvent le cas notamment lorsque des abattages illégaux ont lieu et que cacher les carcasses est une pratique courante (Liberg et al., 2012). De plus, les conditions environnementales, souvent caractérisées par une visibilité et/ou une accessibilité limitée, peuvent augmenter les difficultés à trouver une carcasse de loup.

Actuellement, il existe un protocole commun pour la collecte des carcasses de loups en Italie, mais les données obtenues ne sont pas rassemblées dans une base de données unique ; ceci empêche la possibilité de combiner des données de haute qualité et à grande échelle à travers le pays.

Dans cette recherche, menée dans les régions d'Émilie-Romagne et de Toscane, qui sont estimées accueillir un pourcentage considérable de l'ensemble de la population de loups en Italie (Galaverni et al., 2016), nous avons cherché à : (i) identifier les causes prévalentes de la mortalité des loups, (ii) résumer leurs modèles temporels et spatiaux et (iii) **tester dans quelle mesure l'abattage illégal de loups peut être prédit à partir des prédicteurs environnementaux conventionnels des conflits homme-loup et si le lissage spatial peut identifier les points chauds de persécution.**

2. MATERIAUX ET METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude comprend toute l'Émilie-Romagne et environ la moitié de la région de Toscane, en Italie centrale (Fig. 1). En Toscane, les provinces de Sienne, Arezzo et Grosseto n'étaient pas couvertes par notre système de collecte de données et nous n'avons pas reçu de loups récupérés dans ces provinces. Nous les avons donc exclues de notre zone d'étude. La zone d'étude est caractérisée par une grande hétérogénéité environnementale, allant du maquis méditerranéen aux prairies subalpines et aux forêts de feuillus. La forte densité humaine se limite principalement à la plaine du Pô, dans la région d'Émilie-Romagne, et au bassin inférieur de l'Arno, en Toscane. Dans l'ensemble, la zone d'étude abrite 7 359 251 résidents (<http://demo.istat.it/>) sur environ 33 900 km², ce qui donne une densité humaine de 252,01 ± 140,11 personnes/km² (moyenne ± sd).

Les populations de loups ont étendu leur distribution et leur nombre depuis les années 1990, avec une population d'au moins 97 meutes entre 2014 et 2016 (Caniglia et al., 2014 ; Apollonio et al., 2016). **Cette augmentation a suivi celle des populations d'ongulés sauvages, qui atteignent dans ces deux régions des densités parmi les plus élevées d'Europe et font l'objet d'un abattage intensif tout au long de l'année, qui dépasse désormais la chasse récréative.** Globalement, on compte plus de 63 000 et 37 000 chasseurs récréatifs en Toscane et dans la région d'Émilie-Romagne, respectivement (Cerri et al., 2018 ; Regione Toscana, 2018 ; Regione Emilia-Romagna, 2018).

Des conflits entre les loups et le pastoralisme se produisent, en raison de l'impact économique de la prédation, de l'absence de politiques de prévention et d'atténuation à long terme, ainsi que de la diminution de la viabilité économique de l'élevage ovin (Pulina et al., 2018). Alors que la région Emilia-Romagna a cofinancé et promu des mesures de prévention, qui ont considérablement diminué le nombre de prédateurs sur le bétail (Berzi et al., 2021), la diffusion et le cofinancement de mesures de prévention sont beaucoup plus rares en Toscane, se limitant principalement aux provinces qui n'étaient pas incluses dans notre zone d'étude. Bien que la Toscane ait promu des mesures de prévention et versé des compensations dans le passé, celles-ci ne couvraient pas entièrement l'ampleur réelle des dommages subis par les agriculteurs et étaient remboursées après plusieurs mois. Le contrôle létal des loups problématiques n'a jamais été autorisé. La stérilisation ou la mise en captivité d'individus hybrides a parfois été entreprise avec des efforts limités dans le cadre de projets Européens et régionaux.

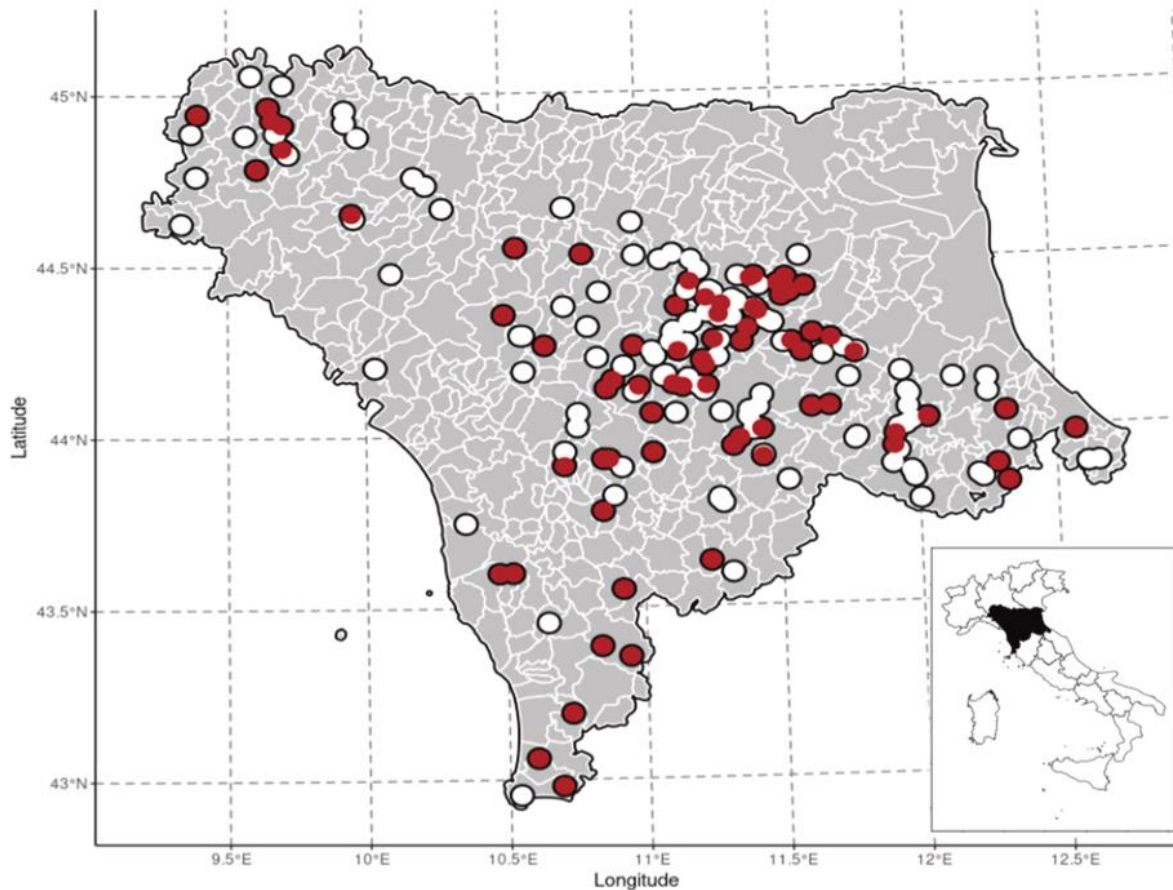


Fig. 1. Zone d'étude avec les limites municipales et l'emplacement des carcasses de loups retrouvées (en rouge foncé celles présentant des signes de persécution passée, en blanc toutes les autres). La carte dans le coin inférieur droit de la figure montre les provinces italiennes couvertes par la collecte de données

2.2. Collecte des données et analyse statistique

Entre octobre 2005 et février 2021, un total de 212 carcasses de loups ont été collectées après avoir été notifiées aux autorités publiques. Toutes les carcasses ont été collectées conformément au plan d'action national pour la conservation du loup. Plus précisément, le plan exige que chaque carcasse de loup soit vérifiée et collectée par l'autorité publique responsable (selon les réglementations régionales/provinciales, il s'agit d'une obligation de la police forestière, de la police provinciale, des autorités sanitaires locales et/ou des autorités du parc). Les carcasses sont ensuite livrées aux centres autorisés afin de procéder à la nécropsie (c'est-à-dire aux Instituts pour la prévention des maladies animales, aux universités et aux autorités du parc) et aux analyses génétiques (Genovesi, 2002). Un aperçu complet de la nécropsie et de l'analyse génétique est donné dans l'Annexe 1. Après avoir exclu 12 individus (5,7%), pour lesquels aucune information fiable n'a pu être obtenue lors de la nécropsie en raison de leur état de décomposition avancé, ainsi classés dans la catégorie de cause « inconnue », nous avons retenu 200 loups pour l'analyse des données. Nous avons résumé les données en termes de distribution temporelle et spatiale, de sex-ratio, de classes d'âge et de causes de mortalité, à savoir « naturelles », « anthropiques » et « inconnues », elles-mêmes divisées en sous-catégories comprenant l'empoisonnement ou les coups de feu qui peuvent indiquer une persécution par l'homme.

Pour identifier les facteurs d'abattage illégal de loups, nous avons adapté un modèle linéaire généralisé bayésien (GLM) spatialement explicite, avec une double portée. D'une part, notre modèle visait à déterminer si les prédicteurs classiques des conflits entre l'homme et le loup,

principalement associés au bétail, permettaient de prévoir la présence de loups tués illégalement. D'autre part, les prédictions du modèle ont permis un lissage spatial et la visualisation des points chauds de l'abattage illégal de loups. Bien que nos données soient des points géostatistiques avec des coordonnées, nous les avons assignés aux municipalités ($n = 494$), car les prédicteurs étaient disponibles à cette échelle spatiale sous forme de données aréolaires. De plus, nous avons codé la présence de loups tués illégalement comme une variable dichotomique, indiquant la présence/absence d'au moins un loup tué dans une certaine municipalité entre 2005 et 2021, et modélisant sa probabilité avec une distribution de Bernoulli et un lien logarithmique. Nous avons opté pour ce choix parce que seules 12 municipalités comptaient 2 loups ou plus, et qu'une structure de Poisson ou de logit ordonné ne correspondait pas de manière adéquate aux données.

Les **covariables** capturées : **(i)** les approximations des conflits avec le bétail, la principale source attendue de conflits entre l'homme et le loup dans la zone d'étude, **(ii)** les facteurs de présence du loup produisant des différences entre les municipalités et **(iii)** les facteurs affectant la détection des carcasses de loups et donc le nombre total de loups tués illégalement. Les indicateurs de conflits avec le bétail comprennent le nombre de fermes par kilomètre carré, extrait de la base de données nationale sur le bétail (ministère de l'Agriculture et des Forêts) (https://www.vetinfo.it/j6_statistiche/). Pour la région Emilia-Romagna ($n = 328$), nous avons ajusté un modèle séparé où nous avons également inclus le logarithme des événements de prédation sur le bétail, qui s'étaient produits dans chaque municipalité entre 2011 et 2016. Malheureusement, nous avons dû ajuster un modèle séparé car les événements de prédation n'étaient pas disponibles pour la région de Toscane. Nous avons également adopté une variable dichotomique qui a classé chaque municipalité comme zone rurale marginale ou non, sur la base de la classification nationale (<https://www.reterurale.it/areerurali>). On s'attend à ce que les zones rurales marginales soient plus enclines à voir l'escalade des conflits homme-loup, en raison de leur niveau réduit de viabilité financière des activités agricoles, qui rend les agriculteurs moins aptes à faire face aux pertes économiques dues aux prédatons. Nous avons également pris en compte la présence permanente des loups, car elle pourrait confondre à la fois la détection des carcasses et l'occurrence de la prédation et des conflits (en l'absence de loups, il n'y a ni carcasses retrouvées, ni prédatons). Nous avons donc utilisé une variable dichotomique, obtenue en classant manuellement les municipalités selon les cartes existantes de présence du loup (Caniglia et al., 2014 ; Apollonio et al., 2016). Cette variable a permis d'identifier les municipalités où les loups avaient été régulièrement présents entre 2005 et 2021, en les distinguant des municipalités où des enregistrements occasionnels étaient disponibles et des municipalités où les loups n'étaient jamais enregistrés (par exemple, les zones fortement urbanisées). Enfin, nous avons également inclus deux variables visant à représenter les **moteurs** du processus de détection sous-jacent qui génère les enregistrements de loups. La première était la densité humaine, car les zones très peuplées sont plus susceptibles d'être celles où des carcasses de loups sont trouvées et signalées, en raison du nombre plus élevé de personnes errant dans la zone municipale (par exemple, les randonneurs, les conducteurs, les propriétaires de chiens). **De même, les zones où il y a beaucoup de monde sont probablement celles où l'abattage illégal de loups est en quelque sorte plus difficile, en raison de la probabilité plus élevée d'être découvert en train de tirer des loups ou de déplacer leurs cadavres** (Suutarinen et Kojola, 2018). La seconde était une variable de décalage, avec un lien logarithmique modélisant l'influence du nombre total de loups qui ont été trouvés dans une certaine municipalité sur la probabilité d'y avoir au moins un loup tué.

Les prédicteurs ont été normalisés et centrés, et nous avons utilisé une distribution préalable faiblement informative des paramètres de pente (une distribution normale avec une moyenne égale à 0 et une variance égale à 1, voir Lemoine, 2019) pour améliorer la régularisation du modèle. La colinéarité entre les prédicteurs a été vérifiée avant l'ajustement du modèle, avec le facteur d'inflation de la variance, dont les valeurs étaient inférieures au seuil conventionnel de 1,8. Les modèles ont été ajustés avec 4 MCMC de 5000 itérations chacun. Nous avons également inclus une structure de Besag-York-Mollie, pour tenir compte de l'autocorrélation spatiale entre les municipalités adjacentes (Moraga, 2019). Les modèles ont été comparés avec le critère d'information largement applicable (WAIC), le critère d'information de déviance (DIC) et la validation croisée leave-one-out (Vehtari et al., 2017), par le biais d'une approche à rebours, où les prédicteurs non significatifs ont été progressivement écartés du modèle complet. Un prédicteur a été jugé significatif en fonction du chevauchement entre sa distribution postérieure et une région d'équivalence pratique comprise entre - 0,18 et + 0,18 (ROPE, Kruschke et Liddell, 2018). Enfin, nous avons également procédé à l'exploration des résidus du modèle, afin de détecter les effets non linéaires des covariables, ainsi qu'à des vérifications prédictives postérieures, pour voir dans quelle mesure nos données s'adaptent à la distribution choisie du terme d'erreur. La qualité globale de la performance du modèle a été calculée avec la précision de classification et l'aire sous la courbe (AUC).

3. RESULTATS

Seuls 21 des 212 loups examinés (9,9%) sont morts de causes naturelles (Fig. 2), principalement de maladies ou de famine ($n = 11$) et de blessures infligées par d'autres loups ou des chiens ($n = 9$). Un loup a très probablement été tué par un cerf rouge ou un daim. **La gale sarcoptique était présente sur 41 carcasses** ($n = 41$).

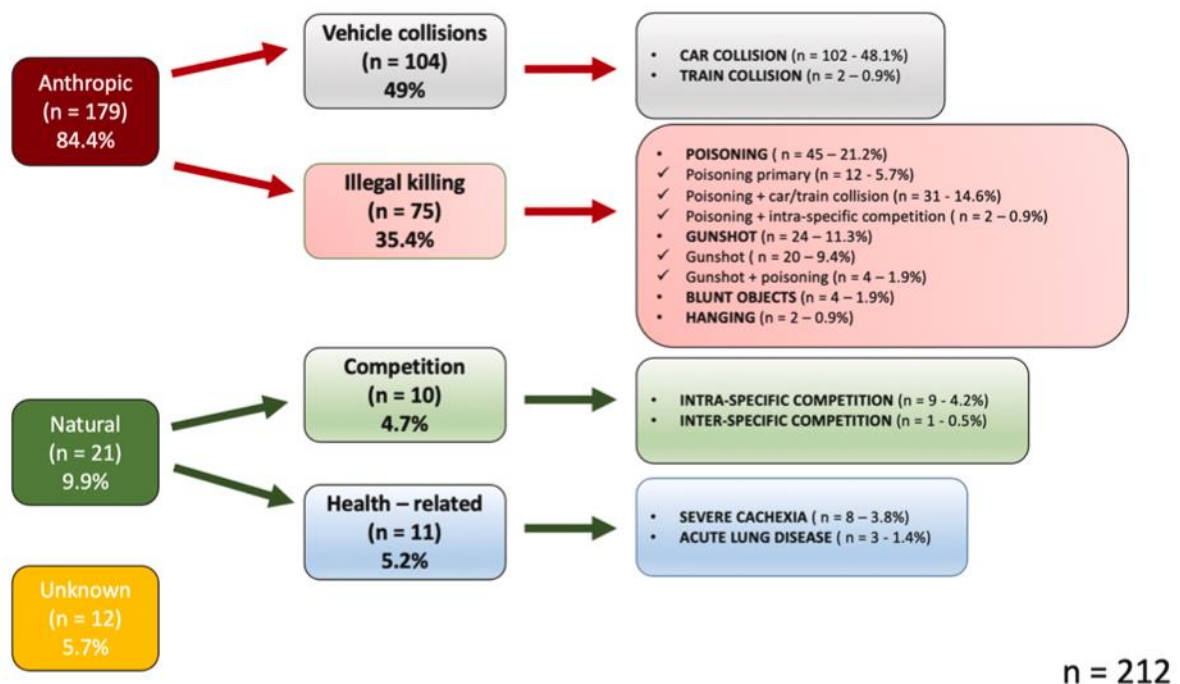


Fig. 2. Les causes de mortalités ont été divisées en trois groupes : « naturelles », « anthropiques » et « inconnues », à leurs tours divisées en sous-catégories, détaillées avec les causes spécifiques de mortalité. Pour « empoisonnement » et « coup de feu », on a distingué les causes primaires et les causes secondaires

Au total, la mortalité anthropique a été identifiée sur 179 carcasses de loups (84,4%). Parmi elles, 104 individus avaient été impliqués dans des collisions avec des véhicules et 75 loups présentaient des signes compatibles avec des persécutions humaines illégales, à savoir un empoisonnement par des substances toxiques ($n = 45$), des blessures par balle ($n = 24$), par objet contondant ($n = 4$) et par pendaison ($n = 2$) (Fig. 2). Ces derniers ont été classés comme potentiellement soumis à un abattage illégal, bien que nous commenterons cette décision, en ce qui concerne l'empoisonnement, dans la section Discussion. Les loups avec et sans signes d'abattage illégal ne diffèrent pas de manière significative dans leur distribution des classes d'âge (abattus illégalement : 1 an = 27,8%, 2 ans = 37,5%, 3 ans et + = 34,7% ; Autres : 1 an = 32,3 %, 2 ans = 34,7 %, 3 ans et + = 33,1 %) et le sexe (tués illégalement : mâles = 58,3 % ; autres : mâles = 52,4 %), ni dans leur localisation spatiale (Fig. 1). **Le nombre de carcasses présentant des signes d'abattage illégal a augmenté au cours des années et a varié selon les saisons**, de la même manière que le nombre total de loups morts (Fig. 3 ; Figs. S2 et S3). La plupart des loups ($n = 140$) ont été trouvés morts entre octobre et mars (Fig. 3, Fig. S2).

Le GLM bayésien a convergé, et l'analyse des résidus du modèle et les contrôles prédictifs postérieurs n'ont pas mis en évidence de problème particulier dans l'ajustement du modèle. Un aperçu complet de la sélection des modèles et des diagnostics est disponible dans les informations supplémentaires (Annexe 2). La sélection de modèles a révélé qu'aucun de nos modèles candidats n'était plus performant qu'un modèle nul : les covariables n'étaient pas efficaces pour prédire la probabilité que les municipalités aient au moins un loup tué, entre 2005 et 2021. Dans le modèle complet, l'utilisation du logarithme du nombre total de loups comme décalage semblait améliorer les performances du modèle, mais cette variable perdait tout effet une fois que la corrélation spatiale entre municipalités voisines était prise en compte (Tableau 1).

Le lissage spatial, effectué en traçant les valeurs prédites par le meilleur modèle candidat pour l'ensemble de la zone d'étude, a révélé que les municipalités des Apennins, entre Florence et Bologne, avaient la plus forte probabilité d'avoir enregistré des loups tués sur leur territoire (Fig. 4).

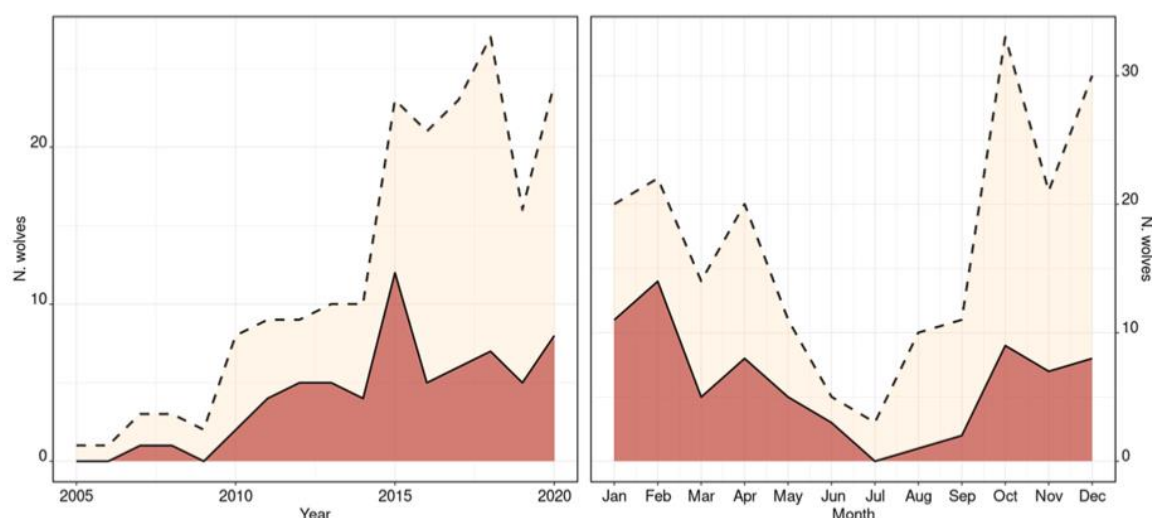


Fig. 3. Évolution temporelle (à gauche) et distribution saisonnière (à droite) des loups récupérés (en rouge foncé ceux présentant des signes d'empoisonnement ou de blessures, en couleur claire le nombre total de loups récupérés)

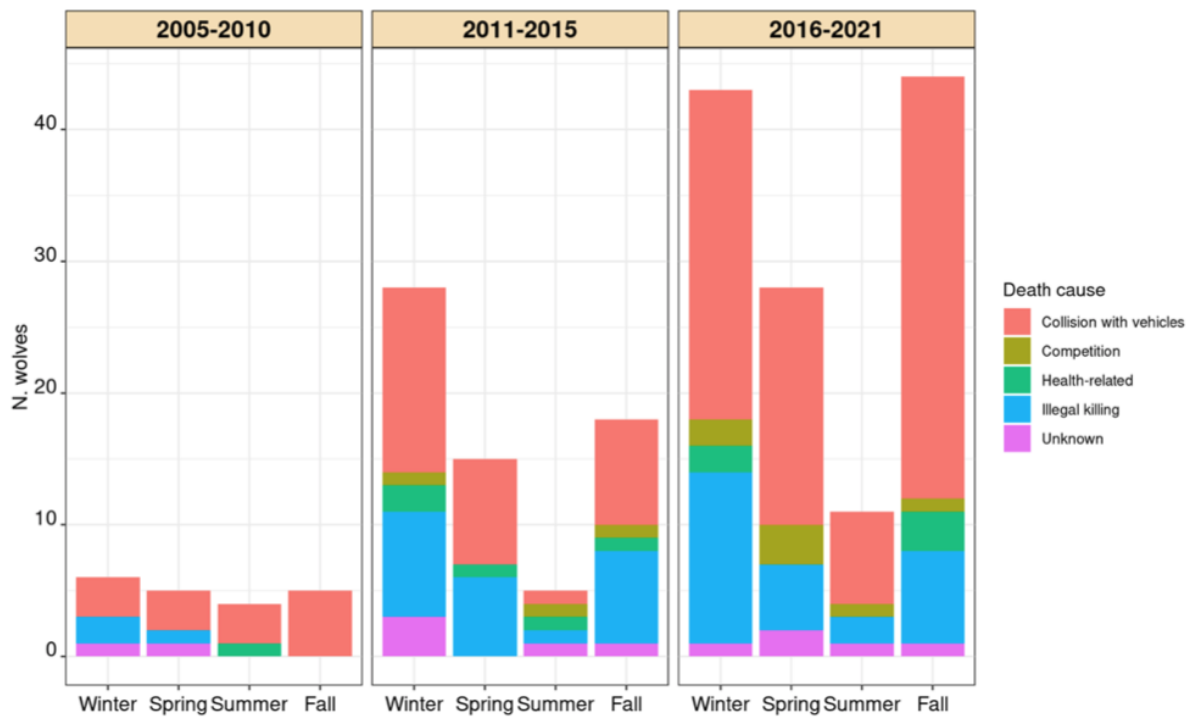


Fig. S2 : Causes de la mort des loups retrouvés, sur trois périodes entre 2005 et 2021. La collecte des données en 2005 a commencé en octobre et les données de 2021 ne concernent que les mois de janvier et février

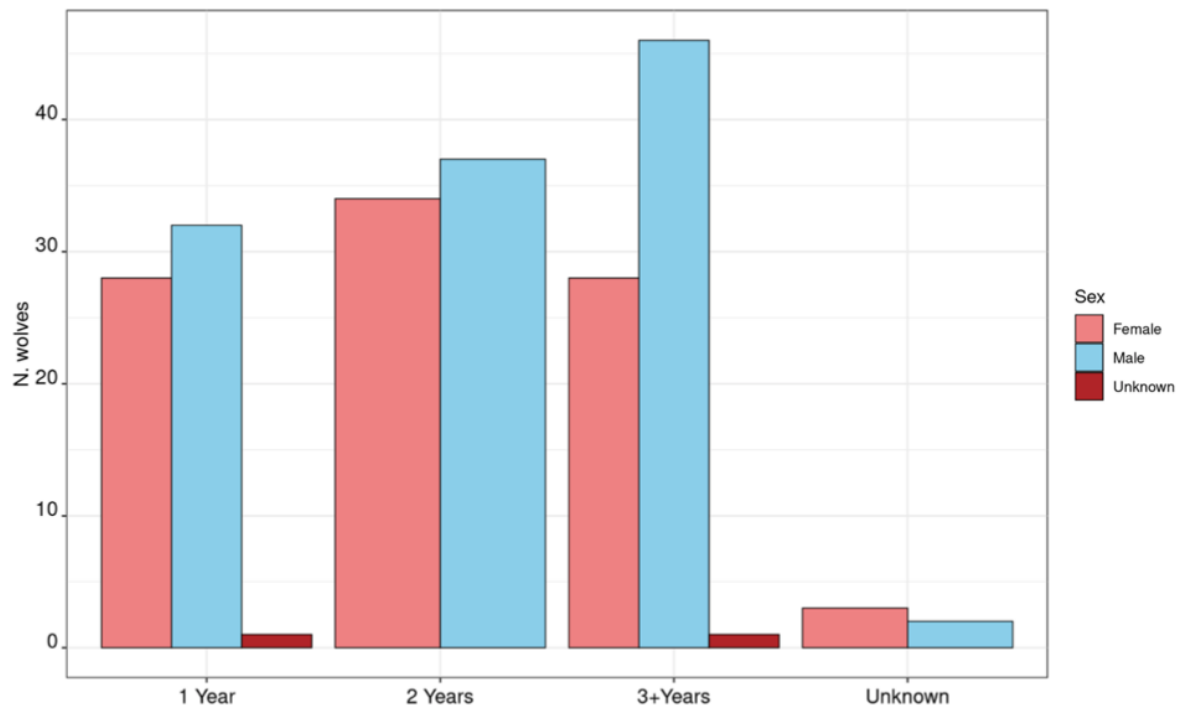


Fig. S3 : Distribution des loups retrouvés entre les deux sexes et les trois classes d'âge (1 an, 2 ans, 3 ans ou plus)

Tableau 1. Comparaison des modèles, entre modèles imbriqués. Les mesures de l'adéquation comprennent la densité prédictive log-points attendue (ELPD) de la validation croisée leave-one-out, avec son erreur standard, le critère d'information largement applicable (WAIC), la précision de la classification et l'aire sous la courbe, calculée sur l'échantillon d'entraînement

Model	ELPD ± S.E.	WAIC	Classification accuracy	AUC
Emilia-Romagna region				
illegal.ever ~ predations.std + farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area	-113.9 ± 11.8	226.8	0.78	0.79
illegal.ever ~ predations.std + farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area + offset(log(wolf.found.offset))	-91.1 ± 9.4	181.4	0.79	0.89
illegal.ever ~ log.pred.events.std + farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area + offset(log(wolf.found.offset))	-88.0 ± 9.2	175.8	0.81	0.91
illegal.ever ~ log.pred.events.std + farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area + offset(log(wolf.found.offset)) (BYM structure)	-87.4 ± 9.3	173.4	0.84	0.96
illegal.ever ~ log.pred.events.std + human.density.std + wolf.presence + offset(log(wolf.found.offset)) (BYM)	-85.7 ± 9.1	170.4	0.85	0.96
illegal.ever ~ log.pred.events.std + wolf.presence + offset(log(wolf.found.offset)) (BYM)	-85.3 ± 8.9	169.8	0.84	0.95
illegal.ever ~ log.pred.events.std + offset(log(wolf.found.offset)) (BYM)	-84.8 ± 8.7	168.7	0.85	0.96
illegal.ever ~ offset(log(wolf.found.offset)) (BYM)	-86.9 ± 8.8	172.3	0.88	0.98
illegal.ever ~ 1 (BYM)	-90.0 ± 10.1	162.7	0.93	0.98
Study area (Emilia Romagna + Tuscany)				
illegal.ever ~ farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area	-170.5 ± 14.5	341.0	0.63	0.68
illegal.ever ~ farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area + offset(log(wolf.found.offset))	-133.3 ± 11.1	266.5	0.82	0.92
illegal.ever ~ farm.density.std + human.density.std + wolf.presence + marginal.area + offset(log(wolf.found.offset))	-127.8 ± 11.3	254.4	0.84	0.97
illegal.ever ~ human.density.std + wolf.presence + offset(log(wolf.found.offset))	-126.9 ± 11.0	252.7	0.84	0.97
illegal.ever ~ human.density.std + offset(log(wolf.found.offset))	-126.2 ± 10.8	251.5	0.81	0.97
illegal.ever ~ 1 + offset(log(wolf.found.offset))	-128.0 ± 10.5	254.9	0.85	0.98

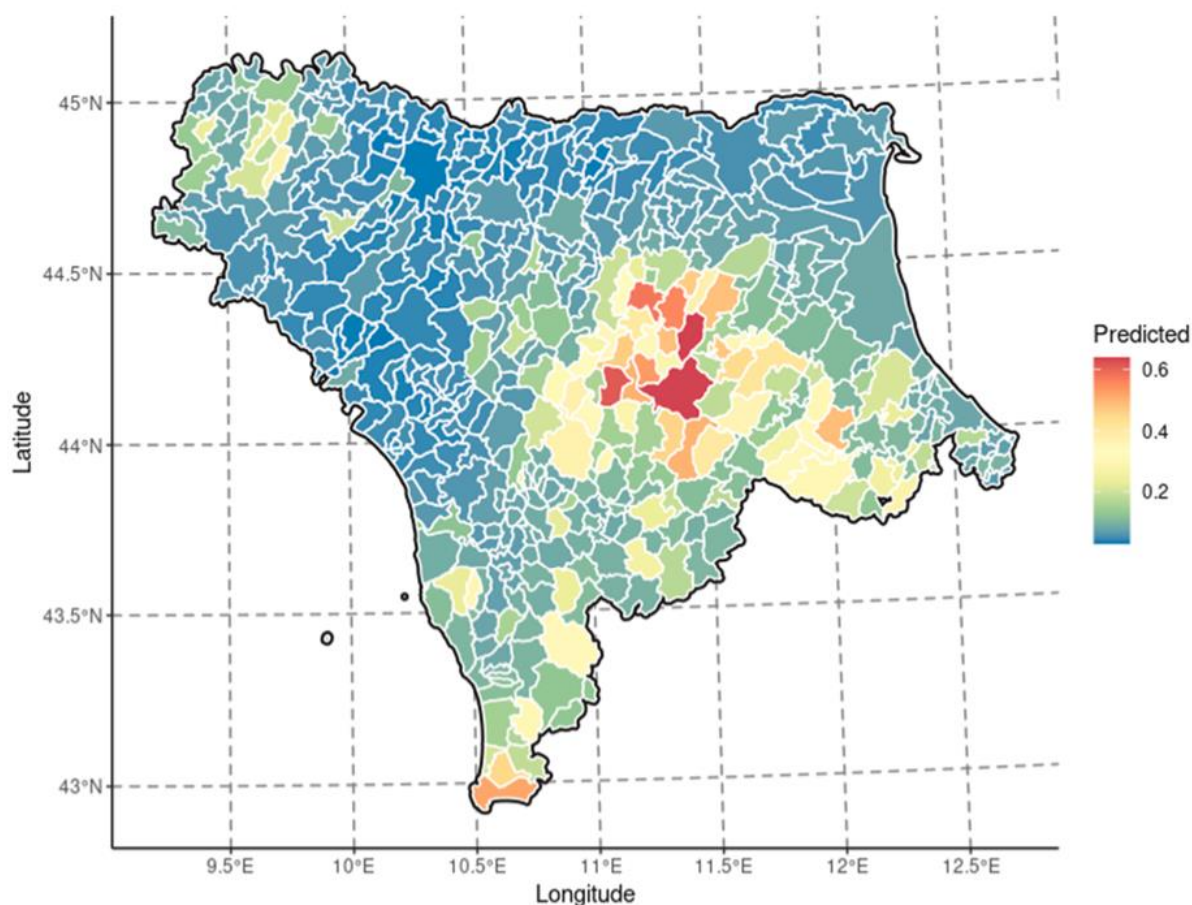


Fig. 4. Valeurs prédites du GLM bayésien, montrant les municipalités ayant la plus forte probabilité d'avoir enregistré des loups tués illégalement entre 2005 et 2021

4. DISCUSSION

Au cours des 40 dernières années, les loups gris sont devenus de plus en plus abondants et répandus dans les régions de Toscane et d'Émilie-Romagne en Italie, soulevant des questions considérables sur leur coexistence avec les activités humaines, de manière similaire à d'autres régions d'Europe et d'Amérique du Nord (Mech, 2017). Notre travail résume les effets de cette forte augmentation démographique et les tendances spatiales sur les causes de mortalité de l'espèce, tout en tirant la sonnette d'alarme sur l'occurrence potentielle de conflits cachés avec les activités humaines et la persécution diffuse des loups dans ces deux régions.

Dans notre zone d'étude, la mortalité naturelle était relativement faible parmi les animaux analysés (9,9%), ce qui est conforme aux études antérieures réalisées en Europe (Huber et al., 2002 ; Lovari et al., 2007a) et en Amérique du Nord (Fuller, 1989). Malgré leur faible nombre, une proportion considérable de ces loups était mort suite à des attaques de congénères. Ce point est en accord avec des résultats précédents indiquant que les loups ont tendance à réguler leurs effectifs lorsque les autres causes de mortalité sont faibles (Mech et al., 1998). Dans le parc national de Yellowstone, riche en proies, l'agression intraspécifique a régulé la survie des loups adultes de manière dépendante de la densité et indépendamment de la disponibilité des proies (Cubaynes et al., 2014). Bien que l'échantillonnage opportuniste utilisé dans cette étude n'ait pas permis de faire des inférences sur le rôle de l'agression intraspécifique sur les paramètres de population des loups, nos résultats indiquent que cette dynamique peut systématiquement se produire même dans des environnements caractérisés par une pression beaucoup plus forte de l'homme.

Un certain nombre d'individus ($n = 41$) étaient également atteints de gale sarcoptique, bien que cette maladie n'ait jamais été identifiée comme la cause principale de la mort, mais plutôt comme une cause concomitante. Il est intéressant de noter que si cette proportion d'individus atteints de gale (19,5%) est similaire à celle trouvée par Morner et al. (2005) en Scandinavie, elle est bien supérieure aux valeurs précédemment rapportées pour l'Italie centrale. En effet, Lovari et al. (2007a) ont trouvé la gale sur 2 carcasses de loups sur 154 en 2007. Nos résultats pourraient indiquer que la circulation de la gale sarcoptique a pu augmenter au fil du temps et qu'elle peut avoir un impact significatif sur la condition physique des loups vivant dans le centre-nord de l'Italie. À ce jour, aucune étude épidémiologique n'a été menée sur la gale chez les loups Italiens, et de futures initiatives adoptant des modèles de piégeage par caméra peuvent être utiles pour étudier sa prévalence et sa dynamique spatio-temporelle (Carricondo-Sanchez et al., 2017).

La proportion très élevée de loups présentant des signes de mortalité d'origine humaine a certainement été affectée par nos méthodes de collecte de données et les probabilités de détection qui en découlent (par exemple, les loups tués sur la route sont plus faciles à trouver que ceux qui meurent dans la nature). Néanmoins, nos résultats suggèrent fortement que la mortalité des loups due à l'homme dans notre zone d'étude peut être considérable, à l'instar d'autres études menées en Europe (Huber et al., 2002 ; Morner et al., 2005 ; Lovari et al., 2007a ; Liberg et al., 2012, 2020 ; Sunde et al., 2021) et en Amérique du Nord (Fuller, 1989 ; Murray et al., 2010 ; Treves et al., 2017). Pour toutes les causes de mortalité anthropique, il n'y avait pas de différences statistiquement significatives entre les classes de sexe et d'âge, ce qui suggère un impact plutôt uniforme sur toutes ces causes.

La majorité de la mortalité anthropique était accidentelle, par collision avec des véhicules (49%). Ce résultat est cohérent avec les données d'une étude similaire sur la mortalité des loups Européens réalisée par Morner et al. (2005) et également avec les estimations précédentes de l'Italie centrale (50,6%) (Lovari et al., 2007*a*). La plupart des collisions ont eu lieu entre septembre et décembre. Cette période en Italie coïncide avec la phase d'indépendance accrue des jeunes loups qui sont plus mobiles que durant l'été. Par conséquent, les adultes quittent les environs des sites de rendez-vous pour la chasse car les petits ne nécessitent plus de soins continus. De plus, les petits commencent à se déplacer et à chasser avec les adultes (Mech et Boitani, 2007). Ces deux processus simultanés auraient dû produire une proportion plus élevée de collisions impliquant de jeunes loups, comme l'ont observé Lovari et al. (2007*a*). Le fait que nous n'ayons pas observé de différences spécifiques liées à l'âge pourrait être dû au fait que l'expansion des loups dans des zones plus riches en routes affecte la mortalité non seulement chez les jeunes, mais aussi chez les adultes. Une étude de Zimmermann et al. (2014) a analysé un groupe de 19 loups résidents munis de colliers GPS, observant que certains individus se sont adaptés en utilisant les routes pour faciliter leurs déplacements. Cette plasticité comportementale peut avoir été importante pour permettre le rétablissement réussi des populations de loups dans les pays industrialisés, tout en étant aussi une cause importante de susceptibilité à la mortalité anthropique. Alors que d'autres études ont révélé une prévalence encore plus élevée de l'abattage illégal (Huber et al., 2002 ; Murray et al., 2010 ; Treves et al., 2017 ; Sunde et al., 2021), nos résultats confirment le rôle prépondérant de la persécution par l'homme sur la mortalité des loups, puisqu'il s'agit de la deuxième cause de mortalité pour les animaux examinés dans cette étude ($n = 75$), en accord avec des études similaires menées en Italie centrale (Lovari et al., 2007*a*).

L'empoisonnement était particulièrement fréquent ($n = 45$), conformément à sa présence généralisée en Italie (Rubini et al., 2019), et souvent masqué par d'autres formes de mortalité. Par exemple, sur les 45 loups empoisonnés, 31 d'entre eux se déplaçaient sur des routes à circulation rapide ou sur des voies ferrées, et sont entrés en collision avec des véhicules ou des trains. Les substances toxiques peuvent diminuer la capacité des loups à réagir à des situations dangereuses (Fournier-Chambrillon et al., 2004) et il est presque certain que celles-ci ont modifié le comportement des individus empoisonnés, réduisant peut-être leur peur naturelle envers l'homme. Ces données démontrent l'importance de l'investigation toxicologique de tous les animaux morts, même lorsque la cause semble évidente. Si nous avions arrêté nos investigations aux blessures mortelles apparentes, nous aurions sous-estimé l'empoisonnement de 75,5%, dissimulant ainsi le soi-disant « **empoisonnement cryptique** ».

Les blessures par armes à feu étaient également fréquentes. Cependant, cette cause de mortalité pourrait avoir été sous-estimée, car les loups abattus pouvaient être cachés et donc plus difficiles à détecter.

La majorité de la mortalité anthropique s'est concentrée entre septembre et mars. Comme mentionné ci-dessus, durant cette période les jeunes loups et les loups adultes augmentent leur activité spatiale. Cependant, cette période dans la zone d'étude coïncide également avec la saison de la chasse au sanglier et de la truffe, lorsque les opportunités d'abattre des loups lors de battues avec des chiens augmentent et que les ramasseurs de truffes utilisent parfois du poison pour dissuader les concurrents d'utiliser leurs chiens de recherche.

La densité moyenne de fermes ovines par kilomètre carré ou le nombre total d'événements de prédation n'étaient pas de bons prédicteurs de la mortalité des loups, bien qu'il s'agisse de proxies des conflits entre l'homme et le loup qui peuvent déclencher la persécution des loups à l'échelle mondiale. Le seul cas qui, dans un premier temps, a augmenté les performances du modèle a été l'inclusion d'une variable de compensation, reliant le nombre total de loups à la probabilité d'abattage illégal de loups. Pourtant, même cette solution a été mieux remplacée par une structure conventionnelle de Besag-York-Mollie pour la corrélation spatiale, qui a fait la moyenne des observations sur les municipalités voisines. Cela indique que même la détection des loups n'était probablement pas importante en soi, mais qu'elle reflétait la distribution spatialement variable des loups, qui à son tour plaçait la plupart des carcasses récupérées dans les montagnes entre Florence et Bologne, un bastion historique de l'espèce (Caniglia et al., 2014 ; Apollonio et al., 2016). L'apparition simultanée de signes généralisés de persécution des loups, l'absence de tout cluster spatial clair et l'absence de relations avec les prédicteurs conventionnels des conflits entre l'homme et le loup est déroutante. Nous pouvons proposer trois explications différentes, **non mutuellement exclusives**, pour ce schéma.

Tout d'abord, les enregistrements de loups tués illégalement comprenaient de nombreux cas d'empoisonnement, également par des substances adoptées pour le contrôle des rongeurs dans les terres cultivées et les zones périurbaines, comme le Brodifacoum. Certains loups ont pu souffrir d'une intoxication due à leur prédation sur les rongeurs ou à leur consommation d'appâts empoisonnés. De plus, bien que l'utilisation d'appâts toxiques pour la lutte contre les parasites soit réglementée en Italie, ils sont adoptés pour tuer illégalement des mésocarnivores et d'autres animaux sauvages, et parfois pour tuer les chiens truffiers des concurrents. Si l'utilisation de rodenticides et l'utilisation d'appâts toxiques étaient séparées dans l'espace, les rodenticides étant regroupés autour des villes et les appâts étant dispersés loin des établissements humains, un tel mélange de deux processus pourrait avoir produit l'absence de tout modèle spatial clair. Malheureusement, notre ensemble de données était relativement petit, et nous n'avons pas pu analyser les données d'empoisonnement séparément, car cela aurait signifié une nouvelle réduction du nombre d'observations, avec de graves répercussions sur la puissance statistique.

Deuxièmement, l'absence de tout pouvoir prédictif du conflit loup-bétail pourrait indiquer que les prédatons sont mal enregistrées. Même si la région d'Émilie-Romagne a collecté des données sur les prédatons, c'était par le biais de méthodes d'auto-déclaration, comme des entretiens avec les agriculteurs (Berzi et al., 2021). Ces méthodes peuvent donner lieu à des déclarations erronées, notamment de la part des agriculteurs qui se méfient des agences régionales et des autorités publiques. Si certains éleveurs dissimulent les prédatons des loups, il est probable que cette mesure ne soit pas en mesure de décrire correctement le nombre de conflits. De plus, on peut également émettre l'hypothèse que dans les zones où les prédatons sont sous-déclarées, les éleveurs sont également plus attentifs à dissimuler les abattages illégaux. D'autres approches devraient être utilisées pour saisir la sous-déclaration des conflits homme-loup, notamment des contrôles plus stricts du nombre de têtes de bétail, le recours à la dénonciation des membres des communautés locales ou des techniques de questionnement spécialisées (Cerri et al., 2021).

Troisièmement, nos résultats pourraient indiquer que l'abattage illégal de loups est répandu dans la zone d'étude, en raison de conflits autres que ceux avec le bétail. Cela ne devrait pas être une surprise, car les chasseurs de certains pays Européens ont déjà des conflits avec les loups et les braconnent, les considérant comme des nuisibles qui peuvent réduire l'abondance du gibier et des

ongulés sauvages (malgré le nombre croissant d'ongulés présents dans toute l'Italie centrale) et interférer avec leurs habitudes de chasse traditionnelles en tuant leurs chiens de chasse (par exemple en Finlande, Mykrä et al., 2017 ; Suutarinen et Kojola, 2017 ; par exemple en Scandinavie, Liberg et al., 2012). Si l'on considère que la chasse au sanglier et au cerf est désormais pratiquée dans la plupart des régions, il est plausible que l'abattage illégal de loups par les chasseurs ne soit pas limité dans l'espace mais se produise à de multiples endroits. La communauté des chasseurs n'a cependant jamais vraiment exprimé ses inquiétudes quant à la présence des loups, du moins dans une mesure comparable à ce que faisaient les chasseurs dans certaines autres régions Européennes (Ericsson et Heberlein, 2003). Cependant, ce manque de communication pourrait dépendre du statut de protection de l'espèce en Italie, du fort niveau de polarisation entourant sa gestion et peut-être de la méfiance envers les agences régionales de la faune.

Nous pensons que ces trois hypothèses doivent être étudiées de manière adéquate, car chacune d'entre elles représente des menaces diverses pour les loups et éventuellement d'autres espèces sauvages dans la zone d'étude. Si les loups sont empoisonnés accidentellement par des appâts destinés à la lutte contre les parasites, ceux-ci affectent probablement aussi d'autres espèces dont la conservation est préoccupante. D'autre part, si la persécution résulte de conflits cryptiques avec des bergers, des chasseurs ou d'autres catégories, le fait de ne pas les mesurer peut avoir des conséquences extrêmement négatives pour les populations de loups, au cas où un contrôle légal serait envisagé à l'avenir sans tenir compte de la mortalité supplémentaire liée à l'homme (Treves et al., 2017). De plus, ignorer ces conflits peut empêcher les agences de concevoir des initiatives d'atténuation et de communication adéquates, à l'échelle locale, ce qui pourrait encore exacerber la méfiance et la polarisation des attitudes du public envers leur présence et leur gestion (Sunde et al., 2021).

Pour répondre à ces trois questions, de multiples approches doivent être combinées, notamment des études sur les dimensions humaines, basées sur des méthodes qualitatives et des enquêtes structurées, des études d'élicitation avec des experts et des membres des communautés locales (Burgman, 2016), ainsi que des schémas d'échantillonnage écologique visant à découvrir des carcasses de loups. Bien que, à notre connaissance, personne n'ait jamais mené de schémas d'échantillonnage écologique visant à détecter des carcasses de loups, des initiatives similaires ont existé pour d'autres espèces de mammifères, comme le sanglier (*Sus scrofa*, par exemple pour la peste porcine africaine, Jo et Gortazar, 2021) et des méthodes similaires peuvent être adoptées pour les loups également. L'utilisation d'un échantillonnage écologique structuré peut régulariser la collecte de données et révéler les zones de mortalité anormale chez les loups. En effet, il n'est pas certain que les autorités locales puissent mettre en œuvre une forme similaire de collecte de données, en raison de restrictions pratiques en matière de personnel formé et de ressources économiques.

Par conséquent, nous recommandons également que les membres des communautés locales et les amateurs de loisirs de plein air (par exemple, les chasseurs, les pêcheurs, les cueilleurs de champignons) soient encouragés à signaler les carcasses de loups dans la nature, au moyen de campagnes de communication adaptées.

Nous encourageons particulièrement la conception et la mise en œuvre d'études sur les dimensions humaines, explorant la façon dont les différents segments de la société perçoivent les loups et leurs impacts environnementaux et socio-économiques, également en fonction de leurs valeurs ou de

leurs émotions (Jacobs et Vaske, 2019 ; Manfredo, 2008). Alors que de nombreuses études sur les dimensions humaines se sont jusqu'à présent concentrées sur de petits groupes sociaux (par exemple, les agriculteurs, Franchini et al., 2021 ; par exemple, les chasseurs, Vaske et al., 2021), élargir la couverture de la population résidente peut être extrêmement utile pour mieux comprendre si, et dans ce cas dans quelle mesure, la présence du loup est acceptée (Behr et al., 2017). Ces types d'études peuvent être extrêmement précieux pour identifier des conflits inattendus entre l'homme et le loup et ils peuvent être extrêmement précieux pour expliquer la mortalité généralisée des loups (Gangaas et al., 2013). Bien entendu, nous encourageons également l'utilisation de méthodes qualitatives, notamment celles basées sur la délibération (Mukherjee et al., 2018). Ces techniques peuvent constituer un complément précieux à l'enquête, car elles peuvent fournir aux défenseurs de la nature des informations nuancées et de qualité sur la façon dont les loups sont perçus par les acteurs locaux. Ces méthodes ont été adoptées dans le cadre d'initiatives participatives avec des bergers en Toscane méridionale

(https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/carnivores/regional_platforms.htm), mais nous pensons en effet que les décideurs auraient beaucoup à gagner si elles étaient étendues aux provinces de notre zone d'étude, ainsi qu'à d'autres parties prenantes.

5. CONCLUSIONS

Cette étude, en plus de souligner la forte proportion de causes de mortalités liées à l'homme parmi les loups trouvés morts en Italie centrale, soulève de nombreux doutes sur l'ampleur réelle, la complexité et l'échelle spatiale de la persécution du loup gris en Italie. Comme ces questions se posent dans d'autres environnements anthropisés en Europe, nos résultats soulignent la nécessité d'une coordination nationale et internationale dans la collecte des carcasses de grands carnivores dans les écosystèmes anthropisés. Une compréhension plus approfondie de la persécution des grands carnivores ne pourra être obtenue que par l'analyse des carcasses collectées et analysées selon des protocoles standardisés, puis versées dans une base de données harmonisée. De plus, les carcasses ne suffiront guère à identifier les points chauds de la persécution : cette étude veut aussi encourager les chercheurs à intégrer de multiples sources d'information sur la présence et la mortalité des loups, et plus généralement des grands carnivores, en Italie et dans toute l'Europe, afin de répondre à des questions pertinentes sur les abattages illégaux et les conflits cryptiques avec les activités humaines, qui peuvent sérieusement affecter l'état de conservation de leurs populations malgré leur abondance croissante.