

## Réponse du loup à deux types de barrières dans un habitat agricole en Espagne

### Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain

Juan Carlos Blanco, Yolanda Cortés, and Emilio Virgós

Received 18 May 2004. Accepted 31 January 2005. Published on the NRC Research Press Web site at <http://cjz.nrc.ca> on 21 April 2005.

J.C. Blanco<sup>1</sup> and Y. Cortés. Wolf Project, Conservation Biology Consultants, Calle Manuela Malasaña 24, 28004 Madrid, Spain.

E. Virgós. Department of Mathematics, Applied Physics and Natural Sciences, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, University Rey Juan Carlos, Calle Tulipán sn, 28933 Móstoles, Madrid, Spain.

<sup>1</sup>Corresponding author (e-mail: [jc.blanco@ya.com](mailto:jc.blanco@ya.com)).

Can. J. Zool. 83: 312–323 (2005)

doi: 10.1139/Z05-016

#### Résumé

Nous avons examiné l'effet de deux types de **barrières** sur une population de loups gris, *Canis lupus* L., 1758, en expansion dans un habitat agricole du centre-nord de l'Espagne. Les **barrières** étaient (i) une autoroute clôturée à quatre voies le long d'une zone plate sans installations pour le passage de la faune, et (ii) l'artère de la rivière Duero (RDA), comprenant la rivière elle-même (50-100 m de large) et plusieurs petites infrastructures le long de celle-ci. De mars 1997 à octobre 2001, les 4 loups équipés de colliers émetteurs et vivant à moins de 15 km de l'autoroute (1 mâle adulte territorial, 1 femelle reproductrice territoriale, 1 mâle disperseur et 1 femelle à 3 périodes de sa vie (immature territoriale, disperseuse et reproductrice territoriale) l'ont traversée entre 4% et 33% des 45-163 jours de suivi via des ponts routiers. De plus, 4 autres autoroutes que nous avons surveillées dans des zones sans loups radio-pistés n'ont pas retardé l'expansion de la population croissante de loups, ce qui suggère que ces autoroutes ne constituent pas une barrière importante pour les loups dans notre zone d'étude. En revanche, seuls 3 des 8 loups radio-pistés à moins de 5 km de la RDA ont été détectés en train de la traverser, et 2 de ces 3 loups n'ont commencé à la traverser qu'après de graves perturbations de l'habitat ; **en outre, la RDA semble avoir retardé l'expansion des loups pendant environ 15 ans, ce qui suggère qu'elle constitue une barrière semi-perméable pour les loups.** Nous discutons des conséquences probables de la RDA sur le rétablissement de la population de loups Ibériques.

#### INTRODUCTION

Les loups gris, *Canis lupus* L., 1758, sont de plus en plus nombreux en Europe et en Amérique du Nord et commencent à réoccuper les zones semi-sauvages et les terres agricoles (Mech 1995 ; Boitani 2003). Au cours des dernières décennies, les connaissances sur les besoins des loups en matière d'habitat (Mladenoff et al. 1995, 1999 ; Mladenoff et Sickley 1998 ; Corsi et al. 1999 ; Massolo et Meriggi 1998) et de dispersion (pour des revues, voir Boyd et Plestcher 1999 ; Mech et Boitani 2003) se sont considérablement améliorées. Néanmoins, dans leur revue sur les lacunes importantes dans la connaissance de la dynamique des populations de loups, Fuller et al. (2003 : p. 190) déclarent que malgré les milliers d'articles scientifiques écrits sur les loups, **nous avons toujours besoin de savoir ce qui constitue une barrière à la dispersion.**

Les connaissances sur l'impact des barrières topographiques et artificielles sur les loups sont très limitées. Carmichael et al. (2001) ont caractérisé la structure génétique des populations de loups gris dans le nord-ouest du Canada afin de déterminer si plusieurs caractéristiques topographiques agissent comme une barrière. Ils ont montré que le flux génétique est considérablement réduit à travers le fleuve Mackenzie et le golfe d'Amundsen, mais comme ceux-ci sont gelés pendant 6 à 8 mois de l'année, ils ne devraient pas constituer en eux-mêmes une barrière significative aux mouvements des loups. Ces auteurs ont conclu que les schémas de migration du caribou, *Rangifer tarandus* (L., 1758), pourraient être le principal déterminant de la structure de la population de loups. Une autoroute clôturée à quatre voies dans le parc national de Banff semble entraver les mouvements des loups (Paquet et Callaghan 1996), bien que les structures de franchissement atténuent son effet de barrière (Clevenger et Waltho 2000). En revanche, une autoroute non clôturée à quatre voies dans le Wisconsin n'a aucune influence apparente sur les déplacements des loups (Kohn et al. 1999).

Plusieurs études ont montré que les autoroutes, les voies ferrées et les grandes rivières peuvent servir de barrière à d'autres grands carnivores, empêchant ou retardant leurs déplacements. Des autoroutes clôturées à quatre voies limitent les mouvements de l'ours brun, *Ursus arctos* L., 1758, dans le parc national de Banff (Gibeau et Herrero 1998) et en Slovénie (Kaczensky et al. 2003), et en Arkansas, le Mississippi, large de 1600 m, dévie les mouvements de l'ours noir, *Ursus americanus* Pallas, 1780, principalement ceux des mâles (White et al. 2000). En Californie, les lions des montagnes, *Puma concolor* (L., 1771), utilisaient des zones allant jusqu'à la limite urbaine, mais étaient souvent tués sur les routes ; les autoroutes constituaient des filtres importants (mais pas des barrières absolues) aux mouvements (Beier 1995).

D'autres études ont montré la capacité des carnivores à s'adapter à des habitats perturbés ou à des corridors où les routes et les autoroutes sont une composante importante (lynx roux, *Lynx rufus* (Schreber, 1777), et coyotes, *Canis latrans* Say, 1823 ; Tigas et al. 2002). En outre, de nombreuses études ont testé l'efficacité des structures de franchissement pour atténuer l'effet barrière des autoroutes et des voies ferrées sur les carnivores (Foster et Humphrey 1995 ; Rodríguez et al. 1997 ; Clevenger et Waltho 2000 ; Clevenger et al. 2001b, 2002 ; Gloyne et Clevenger 2001 ; Cain et al. 2003).

Un obstacle large et imperméable peut amplifier l'effet de barrière (Clevenger et Waltho 2000 ; White et al. 2000). L'effet de barrière peut varier, non seulement en raison des caractéristiques de la barrière mais aussi en raison d'autres facteurs, tels que l'espèce (Clevenger et Waltho 2000 ; Kaczensky et al. 2003), l'accoutumance aux humains (Gibeau et Herrero 1998), les caractéristiques démographiques d'une population, qui affectent la dispersion (Swenson et al. 1998 ; Kohn et al. 1999 ; Kaczensky et al. 2003), et l'habitat autour de la barrière (Clevenger et Waltho 2000 ; Kohn et al. 1999).

L'étude des grands carnivores étant difficile et coûteuse (Minta et al. 1999) et l'interaction des facteurs mentionnés ci-dessus pouvant être très complexe, les informations disponibles sont rares et il est difficile d'en déduire des tendances générales. Cependant, la population de loups d'Espagne offre une bonne opportunité de comparer les effets de différents types de barrières et d'évaluer l'adaptation des loups aux infrastructures créées par l'homme. En Espagne, comme dans d'autres pays du sud de l'Europe (Boitani 1982), les loups vivent en

contact étroit avec les humains. Après des siècles de persécution sévère, les loups Espagnols ont atteint leur point le plus bas vers les années 1970, lorsque la population principale était limitée aux montagnes du nord-ouest. Par la suite, les loups ont été partiellement protégés et la plus grande population a commencé à augmenter et s'est étendue vers le sud et l'Est (Blanco et al. 1992). Au cours des années 1980, les loups sont apparus dans des zones agricoles plates et sans arbres et ils ont atteint le fleuve Duero, mais la population a presque stagné jusqu'à la fin des années 1990, lorsque plusieurs meutes ont été détectées immédiatement au sud du fleuve (Blanco et Cortés 2002). Depuis que l'Espagne a rejoint l'Union Européenne en 1986, quelque 2000 km d'autoroutes clôturées à quatre voies ont été construites dans les 90 000 km<sup>2</sup> de l'aire de répartition du loup du nord, et beaucoup d'autres sont prévus (Ministerio de Obras Públicas, Transportes y Medio Ambiente 1994). On pense que les autoroutes et l'artère du fleuve Duero, qui comprend le fleuve Duero et les infrastructures construites le long de celui-ci, constituent une barrière pour les loups.

Notre objectif est d'évaluer et de comparer les facteurs qui influencent la perméabilité de ces deux types de barrières sur une population de loups en expansion dans un habitat agricole selon deux perspectives : (1) l'approche individuelle, en documentant l'effet des deux barrières sur les loups porteurs de colliers émetteurs ; et (2) l'approche populationnelle, en documentant l'effet sur l'expansion de la population.

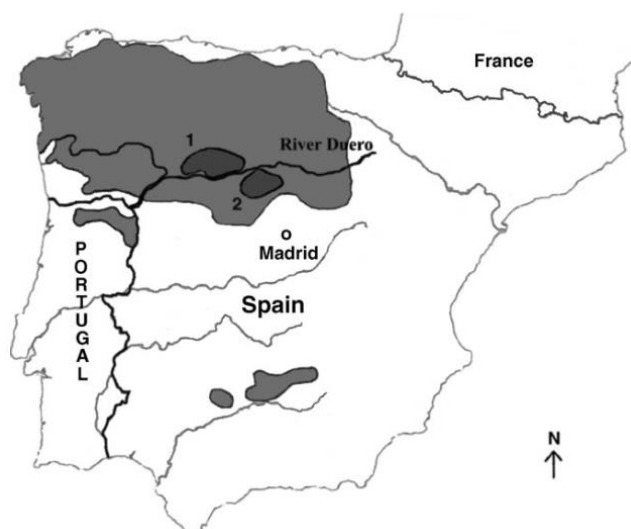
## METHODES

### Zone d'étude

Notre étude a été menée dans les provinces de Valladolid et de Zamora, dans le centre-nord de l'Espagne (Fig. 1). La zone d'étude est composée de terres agricoles plates, presque sans arbres, avec des champs de céréales et de maïs qui offrent une certaine couverture aux loups à la fin du printemps et au début de l'été et à la fin de l'été et en automne, respectivement. Seuls 7% et 26% de la zone sont couverts par des forêts résiduelles au nord et au sud de la rivière Duero, respectivement. Ces forêts insulaires sont généralement privées, avec un accès restreint, et se composent de chênes verts, *Quercus ilex* L., de chênes Portugais, *Quercus faginea* Lam. et de pins (*Pinus pinaster* Soland., non Ait. et *Pinus pinea* L.). Le sanglier, *Sus scrofa* L., 1758, le seul ongulé sauvage de la région, est commun dans les forêts restantes (environ 1 individu/km<sup>2</sup>) mais presque absent dans les zones agricoles (Cortés 2001). Le lapin européen, *Oryctolagus cuniculus* (L., 1758), est localement abondant, et on compte 3,5 lièvres Ibériques, *Lepus granatensis* Rosenhauer, 1856, par kilomètre carré dans les zones optimales (Calzada et Martínez 1994). La population humaine (10-40 habitants/km<sup>2</sup>) se consacre à l'agriculture et, dans une moindre mesure, à l'élevage. Les troupeaux de moutons sont généralement protégés par des bergers pendant la journée et enfermés dans des enclos la nuit, de sorte que les dommages causés au bétail sont modérés et que la tolérance de la population envers les loups est plus élevée que dans d'autres régions d'Espagne (Blanco et Cortés 2002). Au nord du fleuve Duero, les loups peuvent être chassés légalement, mais avec de nombreuses restrictions ; au sud du Duero, ils sont entièrement protégés. La persécution illégale est courante des deux côtés de la rivière (Cortés 2001).

Après avoir été absents pendant la majeure partie du vingtième siècle, les loups ont recolonisé cette zone depuis les années 1970. Ils vivent en meutes de 5 à 10 individus, leur alimentation de base étant les charognes de bétail provenant des fosses à charognes. Bien qu'habités aux

activités humaines, ils craignent les gens et les évitent en étant principalement nocturnes (Vilà et al. 1995 ; Cortés 2001).



**Fig. 1.** L'aire de répartition du loup gris (*Canis lupus*) en Espagne (en clair) (Blanco et Cortés 2002) et nos zones d'étude au nord (1) et au sud (2) de la rivière Duero (en foncé)

### Barrières

Nous avons étudié l'influence sur les loups de deux types de barrières : (1) La route nationale A-6 est une route clôturée à quatre voies de 40 à 60 m de large sans installations spécifiques pour le passage de la faune ou du bétail. L'A-6 est l'une des six principales autoroutes Espagnoles radiales. La clôture a une hauteur de 1,9 m et des mailles de 16 cm × 15 cm. Elle est enfoncée dans le sol à 5 m de la route. Les voies dans les deux sens sont séparées par une bande médiane de végétation. Notre étude a été menée le long d'un segment de 58 km de terres agricoles ouvertes et plates, approximativement entre les villes de Tordesillas et Villalpando, qui constituait le domaine vital des loups porteurs de colliers émetteurs. Les volumes maximum et minimum de trafic en janvier 2000 étaient de 712 véhicules/h à 1100-1200 et 93 véhicules/h à 05h00-06h00 (Ministère Espagnol des Transports, données non publiées). Cette autoroute traverse le fleuve Duero à Tordesillas.

L'autoroute étant clôturée sur toute sa longueur, les loups doivent la traverser à des endroits précis. Dans notre segment d'étude, 31 ponts asphaltés pour véhicules enjambent l'autoroute (0,53 pont/km), 14 d'entre eux (45%) reliant des routes forestières non pavées et 17 (55%) reliant des routes pavées. Tous les ponts ont une longueur de 50 à 70 m et une largeur de 8 à 12 m, sans adaptation spécifique pour le passage de la faune. En ce qui concerne l'intrusion humaine, nous avons considéré les ponts situés dans des zones perturbées, c'est-à-dire  $\leq 200$  m des habitations (38% des ponts), et dans des zones non perturbées (62% des ponts)  $> 200$  m des habitations. En outre, on compte 1,7 ponceaux/km de 40 à 80 m de long et de 1 m de diamètre (apparemment inadaptés aux loups ; Clevenger et al. 2001a), et 7 passages inférieurs destinés à accueillir de petits cours d'eau aux berges  $< 5$  m de large, qui peuvent permettre à la faune de traverser ; cependant, 5 d'entre eux se trouvent dans des petites villes ou à proximité. (2) La RDA comprend le fleuve Duero lui-même (largeur 50-100 m et profondeur maximale 5-8 m) et une route non clôturée à deux voies, une ligne de chemin de fer, deux canaux de 1,5 m de large et deux bandes non boisées de 500 m de large de chaque côté du fleuve, avec une densité de maisons et un niveau d'utilisation humaine plus élevés

que le reste du paysage. L'artère fait 1 km de large et les éléments de transport et les canaux sont parallèles à la rivière. Le sommet des canaux en béton, qui longent la majeure partie de la rivière, dépasse de 80 cm le niveau maximal de l'eau ; leurs berges abruptes ont une pente de 50°-55°, mais sont généralement glissantes et difficiles à gravir. Il y a des petits ponts pour piétons tous les 300-500 m. En ce qui concerne le fleuve Duero, nous avons étudié un segment de 20 km de long avec 3 ponts autour de Toro (Zamora) et un segment de 14 km de long avec 1 pont autour de Quintanilla (Valladolid). Outre les ponts, de petits barrages et gués (1 tous les 2 km en moyenne) permettent aux loups de traverser la rivière à pied ou à la nage sur de courtes distances, principalement en été.

### **Radio-pistage et localisation des loups**

Le manque de neige et la forte densité de chiens nous ont empêchés d'évaluer l'utilisation des passages par les loups en recherchant des traces. Par conséquent, de mars 1997 à avril 1999, nous avons capturé, endormi et radio-équipé 11 loups (5 mâles et 6 femelles) dans cinq meutes différentes, en utilisant la procédure décrite dans Cortés (2001). Les loups ont été capturés sur les sites de rendez-vous de meutes préalablement localisées par des hurlements simulés. Parmi ces meutes, 3 loups (2 femelles et 1 mâle) ont été capturés à moins de 15 km de l'autoroute et 8 ont été capturés à moins de 5 km du fleuve Duero : 2 (1 mâle et 1 femelle) au sud du fleuve et 6 (3 mâles et 3 femelles) au nord du fleuve ; l'un de ces derniers mâles s'est dispersé peu après avoir été radio-équipé et s'est installé près de l'autoroute.

Nous avons localisé les loups depuis le sol ou depuis un avion en utilisant les techniques standard de triangulation ou de localisation (Mech 1983). Nous avons suivi les loups de manière intensive près de l'autoroute de janvier 1998 à juin 1999 ; F3 a également fait l'objet d'un suivi intensif d'août à octobre 2001. Les loups près de la rivière Duero ont été suivis de mars 1997 à février 2001. Si nous ne les avons pas localisés le matin dans leurs refuges habituels, nous les avons recherchés en avion léger l'après-midi. Nous les avons également suivis pendant la nuit, en déterminant la position d'un loup focal par triangulation au sol toutes les 15 minutes environ, en commençant 4 heures avant le coucher du soleil et en poursuivant jusqu'à ce que 2 heures d'inactivité se soient écoulées. Pour détecter les points de passage sur l'autoroute, nous avons attendu les loups focaux près des structures, en supposant qu'ils traverseraient à cet endroit pendant le suivi de nuit.

Nous avons calculé la taille du domaine vital par la méthode du polygone convexe minimum (MCP) (Hayne 1949 ; White et Garrott 1990) et l'estimateur à noyau fixe (Kenward et Hodder 1996), en n'utilisant qu'un seul emplacement par jour et par loup pour éviter la pseudo-réplication. Le nombre de traversées a été déterminé par des localisations séquentielles de loups individuels sur les côtés opposés de l'autoroute et de la rivière. Le pourcentage de traversées représente un minimum, puisque nous n'avons pu détecter que les traversées aller-retour le même jour lors des sessions de suivi de nuit.

### **Suivi de la population de loups et évaluation de la qualité de l'habitat**

La distribution des loups en Espagne a été étudiée depuis 1970, mais le nombre approximatif et la distribution des meutes ont été évalués pour la première fois en 1987 et 1988 (Blanco et al. 1992). Depuis lors, l'expansion du loup dans le nord de l'Espagne a été régulièrement étudiée par différents auteurs, qui ont suivi l'installation de nouvelles meutes dans différentes régions (voir la revue de Blanco et Cortés 2002). La densité de loups dans la zone agricole au

nord du fleuve Duero à la fin des années 1990 a été déterminée par un radiopistage intensif et la recherche de tanières et de sites de rendez-vous par des hurlements simulés (Harrington et Mech 1982 ; Fuller et Sampson 1988) sur une zone de 2000 km<sup>2</sup> de 1997 à 1999 (Blanco et Cortés 2002). En 2000 et 2001, une autre enquête détaillée sur les loups a été réalisée dans la région de Castilla y León afin de localiser les meutes reproductrices et de déterminer les tendances de la population depuis 1988. Avec la participation de 9 biologistes, l'étude a analysé 330 réponses à des enquêtes par courrier de la part de gardes forestiers et 1258 réponses de chasseurs. En outre, au cours de 557 jours de travail sur le terrain, 2778 entretiens personnels avec la population locale ont été menés, 7787 km ont été parcourus à la recherche de signes de présence de loups, et 209 sessions d'attente et 879 sessions de hurlements simulés ont été réalisées pour localiser les sites de rendez-vous des meutes. Sur une zone de 75 200 km<sup>2</sup>, nous avons localisé 149 meutes, dont 107 sont considérées comme certaines et 42 comme probables (Llaneza et Blanco 2005). Les nouveaux territoires de meute ont été cartographiés par radiopistage lorsque la meute comptait au moins un loup radiocommandé (Ciucci et al. 1997). Sinon, nous avons cartographié la zone comprenant les sites de rendez-vous et les tanières localisées par des hurlements simulés, ainsi que la zone où ont été détectés des signes de présence de loups, des observations par la population locale et des attaques sur le bétail.

La qualité de l'habitat est affectée négativement par la densité des routes (Thiel 1985 ; Mech et al. 1988 ; Mladenoff et al. 1995). De plus, nos loups radio-équipés ont sélectionné la végétation épaisse pour le repos diurne (Cortés 2001). En conséquence, nous avons considéré que la qualité de l'habitat de la meute était directement proportionnelle au couvert forestier et inversement proportionnelle à la densité des routes.

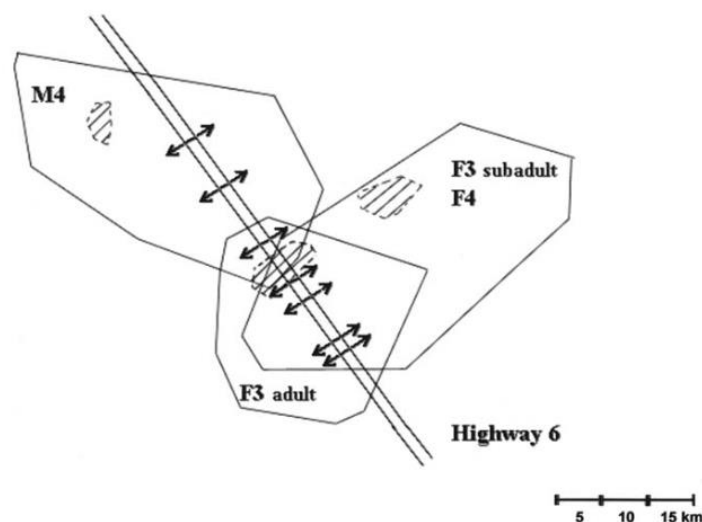
## RESULTATS

### Impact de l'autoroute sur les loups porteurs de colliers émetteurs

#### *Écologie sociale des loups qui ont traversé*

Quatre loups radio-équipés ont été détectés en train de traverser l'autoroute, c'est-à-dire tous les loups radio-équipés vivant à moins de 15 km de l'autoroute pendant au moins un mois. Ils représentaient les quatre catégories sociales : (1) Une femelle reproductrice territoriale (F2), apparemment âgée de plus de 5 ans au moment du radiopistage. De septembre 1997 à mai 1999, son domaine vital était de 532 km<sup>2</sup> (100% MCP, 168 relocalisations), 19% à l'ouest et 81% à l'Est de l'autoroute. Cependant, 98% des sites de repos se trouvaient du côté Est de l'autoroute, où toutes les tanières et les sites de rendez-vous étaient situés, à 12-15 km de l'autoroute (Fig. 2). (2) Un jeune mâle adulte territorial (M4), apparemment le mâle reproducteur à en juger par l'urination sur pattes et la fréquentation constante des tanières de 1998 à 2002 (Peterson et al. 2002). De mai 1998 à mai 1999, le domaine vital total était de 490 km<sup>2</sup> (100% MCP, 93 relocalisations), 77% et 23% de son domaine se trouvaient sur les côtés ouest et Est de l'autoroute, respectivement, mais seulement 5% des relocalisations de sites de repos ont été enregistrées sur le côté Est. Les tanières et les sites de rendez-vous se trouvaient à 6-8 km à l'ouest de l'autoroute (Fig. 2). (3) Un jeune mâle adulte (M2), qui a flotté de mars 1998, lorsqu'il a été muni d'un collier émetteur à 30 km à l'ouest de l'autoroute, à janvier 1999. Au cours de cette période, nous l'avons localisé pendant 59 jours sur une zone de 1632 km<sup>2</sup> ; cependant, son domaine vital réel aurait pu être plus étendu car nous n'avons réussi à le localiser que dans 48% des tentatives. Nous avons constaté que 61% du domaine

vital et 60% des déplacements se situaient du côté ouest de l'autoroute et que 39% du domaine et 40% des déplacements se situaient du côté Est. Pendant sa période de dispersion, M2 n'a pas utilisé de manière intensive une zone particulière. (4) La femelle F3 avait environ 16 mois lorsqu'elle a été radio-équipée en septembre 1998. Elle vivait dans la meute de F2 et a passé la plupart de son temps avec F2 avant de se disperser, ce qui indique que F2 était probablement sa mère. Pendant les 5 années de suivi, F3 a montré consécutivement trois rangs sociaux : (1) subadulte territorial vivant dans sa meute natale apparente de septembre 1997 à octobre 1998 ; (2) disperseur d'octobre 1998 à octobre 1999 ; et (3) reproducteur territorial d'octobre 1999 à septembre 2001 (Fig. 2). Elle a traversé l'autoroute pendant les trois phases. Au cours de la première étape, F3 a partagé le territoire de F2 et a été localisée dans un domaine vital de 488 km<sup>2</sup> (91 relocalisations), 21% de la superficie (2% des relocalisations) du côté ouest et 79% (97% des relocalisations) du côté Est de l'autoroute, où se trouvaient les tanières et les sites de rendez-vous de la meute (voir la Figure 2). Pendant la dispersion, F3 a été localisée 45 fois dans une zone de 1309 km<sup>2</sup>, bien que ce chiffre puisse être beaucoup plus élevé si l'on considère que nous ne l'avons pas détectée dans 59% des tentatives. Nous avons constaté que 31% de la zone et 27% des localisations se trouvaient du côté ouest de l'autoroute et que 69% de la zone et 73% des localisations se trouvaient du côté Est. En octobre 1999, F3 (âgée de 3,5 ans à l'époque) a établi son territoire des deux côtés de l'autoroute, au moins jusqu'en octobre 2001, date à laquelle la surveillance intensive a été abandonnée. La zone centrale occupait l'habitat le moins boisé et le plus perturbé du domaine vital de F2. Le domaine vital de F3 était de 333 km<sup>2</sup> (72 relocalisations), 69% de la superficie et 71% des relocalisations du côté ouest et 31% de la superficie et 29% des relocalisations du côté Est de l'autoroute. En 2000 et 2001, elle a mis bas en mai dans une tanière située à 500 m à l'ouest de l'autoroute et, en août, elle a déplacé les petits dans un champ de maïs situé à 2 km au nord de la tanière et à 500 m à l'ouest de l'autoroute, où la meute est restée jusqu'en octobre, date à laquelle elle a entamé des **mouvements nomades**.



**Fig. 2.** Domaines vitaux de trois loups territoriaux par rapport à l'autoroute 6. Les hachures indiquent les zones centrales (50% de noyaux fixes), comprenant principalement des tanières et des sites de rendez-vous. Les flèches indiquent les emplacements des ponts pour véhicules le long de l'autoroute

Les loups qui ont traversé l'autoroute provenaient de trois meutes différentes (quatre lorsque F3 a établi sa propre meute), ce qui suggère que traverser les autoroutes n'est pas une habitude culturelle d'une meute particulière. De plus, nous avons vu d'autres membres de la

meute traverser l'autoroute avec les loups radio-équipés, et les habitants ont observé d'autres loups non radio-équipés traverser des autoroutes clôturées à quatre voies dans notre zone d'étude et ailleurs en Espagne (données non publiées). Ceci suggère que la plupart des loups traversent régulièrement des autoroutes similaires à celles de la zone d'étude, ainsi que d'autres plus perméables, c'est-à-dire la plupart des autoroutes Espagnoles. Cela ne signifie évidemment pas que les autoroutes n'ont aucun effet sur les populations de loups.

### *Fréquences de traversée*

Trois des quatre loups territoriaux dont le domaine vital est adjacent à l'autoroute l'ont traversée sporadiquement (<10% des jours de surveillance), apparemment pour explorer de nouvelles zones ou parce qu'ils étaient attirés par des sources de nourriture inhabituelles (par exemple, des lapins atteints de myxomatose). Les 2 disperseurs l'ont traversé pendant 22%-24% des jours de suivi, apparemment à la recherche d'une zone dans laquelle établir un territoire (Tableau 1). Du 1<sup>er</sup> octobre 1999 au 12 octobre 2001, F3 (lorsqu'elle était une femelle reproductrice) a traversé au moins 33% des 72 jours de suivi. Pendant 28 jours de surveillance intense en août et septembre 2001, dont 10 périodes de surveillance continue de 24 heures, elle a traversé l'autoroute pendant 39% des jours de surveillance. Pendant cette période, nous l'avons détectée 4 fois se reposant pendant la journée à 500-1000 m de ses 5 petits, mais de l'autre côté de l'autoroute. La nuit, elle a traversé l'autoroute pour retourner au site de rendez-vous où les petits étaient basés.

**Tableau 1.** Nombre de croisements détectés, nombre total de jours de localisation et fréquences de croisement (croisements détectés/jours de localisation) pour les loups gris (*Canis lupus*) munis de colliers émetteurs près de l'autoroute

Sociality	Reproductive status	ID No. <sup>a</sup>	Monitoring period	No. of days located	No. of detected crossings	Crossing frequency (%)
Territorial	Breeder	F2	23 Sept. 1997 – 15 May 1999	163	8	4.9
Territorial	Breeder	F3	1 Oct. 1999 – 12 Oct. 2001	72	24	33.3
Territorial	Breeder	M4	15 May 1998 – 15 May 1999	92	8	8.7
Territorial	Subadult	F3	23 Sept. 1997 – 18 Oct. 1998	91	4	4.4
Disperser	Adult	F3	19 Oct. 1998 – 15 May 1999	45	10	22.2
Disperser	Adult	M2	8 May 1998 – 15 May 1999	56	13	23.6

<sup>a</sup>M, male; F, female.

### *Sélection de jour*

Sur les 14 passages dont l'heure était connue, 12 ont eu lieu la nuit et 2 en plein jour (à 8h05 et 16h03). Ces résultats concordent avec le schéma d'activité quotidienne des loups porteurs de colliers émetteurs, qui est principalement nocturne (données non publiées), comme l'ont montré d'autres études menées dans des zones affectées par l'homme (Espagne, Vilà et al. 1995 ; Italie, Ciucci et al. 1997).

### *Points de passage*

Dans 14 des 67 traversées détectées, nous étions suffisamment proches des loups pour déterminer le point de passage. Dans tous les cas, ils ont utilisé des ponts pour véhicules au-dessus de l'autoroute. Comme tous les ponts étaient similaires, nous n'avons pas pu identifier les caractéristiques structurelles qui pourraient influencer la sélection des ponts par les loups. La différence paysagère la plus importante est la distance entre les ponts et les villages, les fermes ou les maisons habitées. Dix des 14 (71%) traversées ont été effectuées sur des ponts dans des zones perturbées, c'est-à-dire  $\leq 200$  m des habitations (Tableau 2). En considérant que 61% des ponts sont situés dans des zones non perturbées, la différence est significative



( $\chi^2 = 6,31, P = 0,01, df = 1$ ). Le pont le plus utilisé (D ; voir Tableau 2) se trouvait près d'une ferme arable assez active, à moins de 1000 m du site de rendez-vous principal d'une meute.

**Tableau 2.** Points de passage du loup le long de l'autoroute

Bridge	No. of crossings	Crossing frequency (%) <sup>a</sup>	Human intrusion near bridges	Distance (km) <sup>b</sup>
A	1	7.1	Village and petrol station 200 m away	1.8
B	3	21.4	No dwellings within <1 km	0
C	3	21.4	1 rural house 100 m away	2.3
D	6	42.9	1 farm <50 m away	2.1
E	1	7.1	No dwellings within <1 km	0

<sup>a</sup>Detected crossings/days located.

<sup>b</sup>Distance to the nearest undisturbed potential crossing point.

### *L'importance de l'accoutumance des loups à l'activité humaine*

Dans notre zone d'étude, les loups sont **habitués** à l'activité humaine et peuvent être moins réticents à traverser les autoroutes que les loups vivant dans des zones sauvages. Trois observations occasionnelles illustrent l'accoutumance apparente des loups aux autoroutes et aux activités humaines. Le 15 mars 1999 à 16h02 (en plein jour), M4 a été observé en train de traverser un pont sur l'autoroute (volume moyen de circulation 11,0 véhicules/min). Après avoir traversé le pont, le loup s'est arrêté, a regardé l'autoroute, et en voyant notre voiture stationnaire sur la bande d'arrêt d'urgence, il a continué à marcher. Le 4 novembre 1998 à 20h20, après la tombée de la nuit, M2 a été observé en train de chasser (probablement des lapins) dans la végétation le long de l'autoroute, séparé par une simple clôture métallique et apparemment insensible du trafic (volume de trafic 7,4 véhicules/min). À 22 h 10, M2 s'est dirigé vers le pont le plus proche et a traversé l'autoroute. Lors d'une session de nuit le 10 janvier 1988, nous avons suivi F2 (la femelle reproductrice) et F3 (presque certainement sa fille), qui se déplaçaient ensemble, peut-être avec d'autres loups de leur meute. A 04h05, elles ont atteint l'autoroute près d'un village (population 462) ; F3 a traversé l'autoroute par le pont le plus proche, situé près du village et <200 m d'une station service ouverte 24 heures sur 24, tandis que F2 a fait un détour de 1,8 km pour choisir un autre pont dans une zone non perturbée. **Ce comportement suggère que la tolérance aux activités humaines est une idiosyncrasie des loups individuels.**

### **Impact de la RDA sur les loups radiomarqués**

Entre 1997 et 1999, nous avons radio-équipé 8 loups dans deux meutes vivant à moins de 5 km de la rivière Duero. Les meutes étaient distantes de 100 km et situées sur deux côtés différents de la rivière (nord et sud) ; la zone centrale de la meute nord était une forêt de 15 km<sup>2</sup> appartenant à l'armée Espagnole. Six de ces 8 loups se sont dispersés pendant la période d'étude ; en moyenne, les loups porteurs de colliers radio sont restés à moins de 10 km de la rivière pendant 7,1 mois (intervalle de 2 à 17 mois). Cinq d'entre eux n'ont jamais été détectés traversant la rivière avant de se disperser ou de mourir (Tableau 3). L'un d'entre eux (F4) a été empoisonné et est mort dans la même zone où il avait été radio-équipé, et les 4 autres se sont dispersés ; l'un d'entre eux (M3) a été tué par une voiture pendant la dispersion et les 3 autres loups (M1, M2 et F1) ont réussi à établir un territoire plus éloigné de la rivière mais du même côté où ils avaient été radio-équipés.

Nous avons détecté seulement 2 traversées de rivière avant mars 1999 et 32 traversées d'avril à juillet 1999. Entre mars 1997 et mars 1999 (252 jours de surveillance), nous n'avons détecté que 2 traversées. En janvier 1999, la femelle dispersée F5 a fait un aller-retour dans une zone

où la rivière est large de 30 m et peu profonde, sans infrastructures ou zones perturbées qui pourraient provoquer un effet barrière supplémentaire. En mars et avril 1999, nous avons radio-équipé le mâle d'un an M5 et la femelle adulte stérile F6 dans la forêt appartenant à l'armée au nord de la rivière ; de plus, F5 est revenue dans cette forêt après une période de dispersion de 8 mois. Le 28 avril 1999, nous avons détecté F6 pour la première fois au sud de la rivière, et la même nuit elle a traversé à nouveau au nord vers la forêt de l'armée. Le 8 mai 1999, des manœuvres militaires d'une ampleur exceptionnelle ont eu lieu, impliquant des centaines de soldats et des tirs d'artillerie réels. **Lorsqu'elles se terminèrent 1 semaine plus tard et que nous fûmes autorisés à reprendre les recherches, les 3 loups radio-équipés qui habitaient régulièrement la forêt (F5, M5 et F6) se trouvaient au sud de la rivière Duero.** Pendant les 3 mois suivants, les 3 loups radio-pistés ont traversé la rivière régulièrement, parfois deux fois (aller-retour) la même nuit. Pendant cette période, F5 a traversé le fleuve pendant 19% des 16 jours de suivi, et M5 et F6 ont traversé le fleuve pendant 25% ( $n = 28$ ) et 71% ( $n = 31$ ) des jours, respectivement. Au total, les 3 loups se sont croisés pendant 43% des 75 jours de surveillance. En août 1999, F5 et M5 se sont dispersés au sud du fleuve Duero, où F5 a été abattu illégalement en février 2001 et M5 a disparu fin août 1999 ; F6 a passé la plupart du temps au nord du fleuve, où elle a été abattue illégalement en janvier 2000.

La traversée de la RDA est une affaire complexe, puisque les loups doivent négocier tous les obstacles décrits ci-dessus (voir la section Barrières dans Méthodes). **Nous suggérons que F6 avait appris à trouver le chemin à travers ces obstacles avant les manœuvres militaires.** Lorsque les 2 autres loups porteurs de colliers radio ont été sérieusement perturbés par les manœuvres, ils ont suivi F6 (ou un autre loup non porteur de collier radio qui savait comment traverser l'artère de la rivière) et ont appris à traverser. Après cela, ils ont traversé régulièrement et se sont finalement dispersés au sud du fleuve Duero, où la densité de loups était beaucoup plus faible.

Les loups ont traversé 7 fois pendant les sessions de suivi de 24 heures, toujours de nuit. Nous n'avons pas été en mesure de localiser précisément les points de passage, mais nous soupçonnons qu'ils ont utilisé des ponts pour véhicules, bien qu'un loup ait apparemment traversé une fois un petit barrage ne contenant que des eaux peu profondes.

**Ces résultats indiquent le rôle important de l'apprentissage, et suggèrent qu'une accumulation d'obstacles peut avoir des effets synergiques, provoquant un effet de barrière plus important que la somme des effets des obstacles individuels.**

### **L'influence apparente des autoroutes et de la RDA sur l'expansion de la population**

En 1970, la population de loups du nord-ouest de l'Espagne a commencé à s'étendre vers le sud et l'Est, occupant de nouvelles zones (Blanco et al. 1992 ; Blanco et Cortés 2002). Cela a permis d'évaluer l'influence relative des autoroutes et de la RDA sur l'expansion de la population.

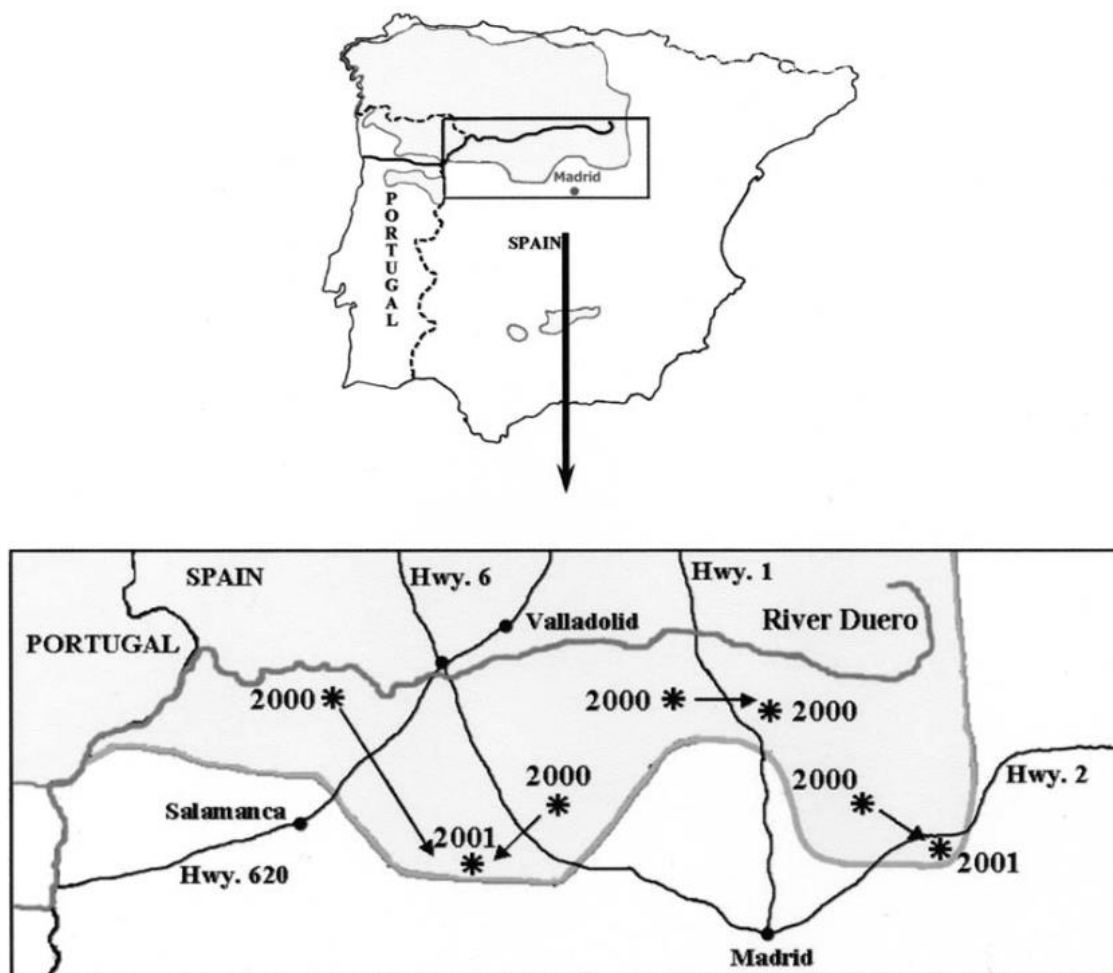
La population de loups fait l'objet d'un suivi régulier depuis 1988 et rien ne prouve que les autoroutes ont empêché ou retardé l'expansion des loups. Depuis 1988, la population en expansion a atteint 5 autoroutes clôturées à quatre voies et les meutes reproductrices se sont établies presque simultanément des deux côtés des autoroutes (Fig. 3), de sorte que les autoroutes n'ont aucune influence apparente sur l'expansion de la population. Seule

l'autoroute du Pays Basque n'a pas été traversée par la population reproductrice depuis 1988, date à laquelle la première meute reproductrice a été détectée à l'ouest de l'autoroute, en raison de l'abattage sévère des loups dans les zones ovines en liberté de la région (Sáenz de Buruaga et al. 2000).

**Tableau 3.** Nombre de passages détectés, nombre total de jours de localisation et fréquences de passage (passages détectés/jours de localisation) de loups porteurs de colliers radioélectriques près de la rivière Duero

Sociality	Reproductive status	ID No. <sup>a</sup>	Monitoring period <10 km of RDA	No. of detected crossings	No. of days located	Crossing frequency (%)
Territorial	Adult	F4	10 Oct. 1997 – 28 Feb. 1998	0	34	0
Territorial	Adult	F6	1 Apr. 1999 – 29 Nov. 1999	22	51	43.1
Territorial	Subadult	M1	1 Mar. 1997 – 11 Jan. 1998	0	61	0
Territorial	Subadult	F1	23 Apr. 1997 – 23 July 1998	0	27	0
Territorial/disperser	Adult	F5	10 May 1998 – 12 July 1999; 19 Mar. 2000 – 20 June 2000	9	81	11.1
Territorial/disperser	Subadult	M5	30 Mar. 1999 – 20 Aug. 1999	7	47	14.9
Disperser	Adult	M2	8 Mar. 1998 – 8 May 1998	0	21	0
Disperser	Adult	M3	8 Mar. 1998 – 23 Oct. 1998	0	51	0

<sup>a</sup>M, male; F, female.



**Fig. 3.** Influence des autoroutes 1, 2, 6 et 620 sur l'expansion des loups. Les astérisques indiquent les meutes détectées dans les environs de l'autoroute et l'année où elles ont été détectées pour la première fois

En revanche, l'analyse de l'expansion de la population de loups dans son ensemble suggère fortement que la RDA a retardé cette expansion d'environ 15 ans. Lorsque la population de loups Espagnole a commencé à s'étendre, elle a atteint la rivière Duero, à l'ouest de son aire de répartition, à la fin des années 1970, et les parties centrale et orientale dans les années

1980. Durant cette période, au moins 7 loups mâles solitaires ont été tués sporadiquement à 50-100 km au sud de la rivière (Blanco et al. 1992), mais aucune meute reproductrice n'a été détectée. Ces individus étaient probablement des disperseurs qui exploraient des zones éloignées avant de revenir dans leur aire de reproduction, un comportement apparemment habituel décrit par Merrill et Mech (2000). Après s'être établie, à la fin des années 1980 et dans les années 1990, la population située immédiatement au nord du fleuve Duero a montré des signes évidents d'augmentation. En 1988, la densité était estimée à 0,4-0,6 loup/100 km<sup>2</sup> (Blanco et al. 1990), et en 1999 à 2,5-3,0 loups/100 km<sup>2</sup> (Blanco et Cortés 2002). A la fin des années 1990, cette population semblait être saturée, comme le suggèrent les éléments suivants : (i) nos loups équipés de colliers émetteurs ont passé 41% de la période d'étude en tant que flotteurs solitaires, c'est-à-dire en tant que disperseurs incapables de trouver un nouveau territoire (dans les populations Américaines saturées, les loups solitaires représentent 29% de la population ; Fuller 1989) ; (ii) les meutes nouvellement établies que nous avons détectées (y compris celles formées par les loups équipés de colliers émetteurs) se sont installées dans des zones de très mauvaise qualité, ce qui suggère que les habitats les plus appropriés étaient déjà occupés.

Pendant cette période, la population située immédiatement au sud du fleuve Duero s'est développée très lentement. En 1988 et 1990, les deux premières meutes reproductrices ont été détectées à près de 200 km l'une de l'autre, et jusqu'en 1997, nous ne connaissions aucune nouvelle meute. Les nouvelles meutes suivantes ont été détectées à partir de 1998, et de 1997 à 2001, la zone occupée par la population s'est soudainement étendue d'environ 20 000 km<sup>2</sup>. Enfin, lors de l'enquête réalisée en 2001 en Castille et Léon, 20 meutes ont été détectées et nous avons estimé une densité de 0,5 loup/100 km<sup>2</sup> au sud du fleuve Duero (Llaneza et Blanco 2005). Cette augmentation soudaine après une longue période de stagnation est similaire à l'expansion de populations de loups partiellement isolées étudiées dans le Montana (Boyd et al. 1995), le Wisconsin (Wydeven et al. 1995) et en Scandinavie (Wabakken et al. 2001). Dans les deux premiers cas, les disperseurs des populations sources ont été entravés par la perturbation d'une grande partie de l'habitat. La population de loups Scandinave est partiellement isolée de la population source Finlandaise par la zone de gestion du renne semi-sauvage, une vaste zone en Norvège, en Suède et en Finlande où les meutes de loups sont légalement retirées.

Il est peu probable que le retard de l'expansion du loup au sud du fleuve Duero soit dû à la mauvaise qualité de l'habitat ou à une mortalité élevée des loups. L'habitat est très similaire des deux côtés du fleuve sous tous les aspects, à l'exception de la disponibilité des refuges : la couverture forestière est beaucoup plus élevée au sud (26%) qu'au nord (7%) du fleuve Duero (Cortés 2001). En outre, au sud du fleuve Duero, les loups sont entièrement protégés par la Directive Habitat de l'Union Européenne, alors qu'ils sont considérés comme une espèce gibier au nord du fleuve. La raison la plus probable du retard dans l'expansion du loup est donc l'effet barrière de la RDA.

## DISCUSSION

Cette étude, menée dans un environnement agricole plat et sans arbres, a montré que les loups traversaient régulièrement une autoroute à quatre voies clôturées, sans structures de passage pour la faune sauvage et avec un volume moyen de trafic de 12 312 véhicules/jour,

et n'a fourni aucune preuve que l'autoroute étudiée ou des autoroutes Espagnoles similaires limitaient ou retardaient l'expansion de la population de loups. En revanche, 5 des 8 loups munis de colliers émetteurs n'ont pas été enregistrés comme traversant la RDA, et 2 des 3 loups restants n'ont commencé à la traverser régulièrement qu'après y avoir été contraints par de graves perturbations, ce qui suggère qu'elle peut constituer une barrière importante au niveau individuel. L'analyse de l'expansion de la population de loups dans son ensemble depuis 1970 appuie fortement cette conclusion, car il existe des preuves solides que la RDA a retardé l'expansion de la population de loups en Espagne pendant près de deux décennies.

Dans la zone des deux meutes étudiées, le fleuve Duero lui-même ne semble pas présenter un effet de barrière beaucoup plus important qu'une autoroute clôturée à quatre voies. Il n'est pas beaucoup plus large et peut être traversé par des ponts ou des barrages ou même à la nage. La différence réelle réside dans le fait que le fleuve est flanqué, sur la majeure partie de son cours, d'autres petites barrières linéaires telles que des routes à deux voies non clôturées, des voies ferrées, des canaux, des bandes d'habitat perturbé, etc. qui, à elles seules, ne poseraient aucun problème aux loups pour les traverser, mais qui, en agissant en synergie, semblent multiplier l'effet de barrière sur la population.

Des études antérieures menées aux États-Unis ont indiqué la capacité des loups à traverser les autoroutes, bien que ces dernières soient plus perméables que celle de notre zone d'étude. Les loups du parc national de Banff traversent régulièrement l'autoroute clôturée à quatre voies qui divise le parc en deux et dont le trafic estival moyen est de 20 000 véhicules/jour (Gibeau et Herrero 1998). Cependant, ils utilisent de larges passages souterrains construits pour la faune tous les 2 km, en moyenne (Clevenger et Waltho 2000). Selon Clevenger (1999), les loups traversent l'autoroute par les passages souterrains 82% du temps où ils s'en approchent, un taux plus élevé que celui cité précédemment par Paquet et Callaghan (1996) (entre 44% et 83%), qui ont suivi 2 passages souterrains dans le même parc. Dans le Wisconsin, Kohn et al. (1999) ont conclu que l'élargissement de l'US Highway 53, une autoroute à quatre voies avec un volume de trafic de 4700 véhicules/jour, n'agissait pas comme une barrière pour la dispersion des loups. Comme elle n'était pas clôturée, elle était plus perméable que celle de notre zone d'étude. En outre, dans le parc national de Banff comme dans le Wisconsin, la zone entourant l'autoroute est presque intacte, du moins par rapport à notre zone d'étude Espagnole, très peuplée.

Pour traverser les autoroutes clôturées, les loups utilisent les passages souterrains dans le parc national de Banff (Clevenger et Waltho 2000) et les passages supérieurs en Espagne, car ce sont les structures les plus disponibles dans chaque région. Dans le parc national de Banff, les carnivores choisissent les passages souterrains les plus éloignés des villes et les moins fréquentés par les humains (Clevenger et Waltho 2000). Cela semble être une règle pour les carnivores, puisque les renards, *Vulpes vulpes* (L., 1758), et les chats sauvages, *Felis silvestris* Schreber, 1775, ont systématiquement évité de traverser une voie ferrée à grande vitesse par des passages situés près de sources permanentes de perturbation humaine (Rodríguez et al. 1997), et que les couguars en dispersion en Californie évitaient les zones avec de la lumière artificielle la nuit (Beier 1995). En revanche, nos loups équipés de colliers émetteurs n'ont pas évité la présence humaine de manière aussi évidente lors de la sélection des points de passage sur l'autoroute, utilisant les ponts situés à moins de 200 m de maisons habitées et dotés d'un éclairage extérieur dans une plus grande proportion que leur disponibilité. Comme

il y a un pont tous les 2 km (Tableau 2) et que les loups marchent à une vitesse moyenne de 8,7 km/h (Mech 1994), un détour de 4 km prendrait 27 minutes. Mais les loups ont apparemment sélectionné les ponts les plus proches des tanières et des sites de rendez-vous, et ont préféré marcher près des maisons habitées plutôt que de faire un court détour pour rechercher des ponts plus tranquilles.

La présence de sources de nourriture (i.e. charognes, décharges) semble réduire l'évitement des activités humaines par les loups (Paquet et Callaghan 1996). Dans notre zone d'étude, les carcasses de bétail représentaient en moyenne 75% de la biomasse alimentaire consommée par les loups (Cortés 2001), et l'activité humaine est répandue dans l'ensemble des domaines vitaux des loups, y compris dans les zones autour des tanières et des sites de rendez-vous.

**Les loups habitués à l'activité humaine peuvent être moins réticents à traverser les autoroutes que les loups vivant dans des zones sauvages.**

Les cas décrits ci-dessus, dont un loup muni d'un collier émetteur traversant l'autoroute en plein jour, apparemment sans être dérangé, un autre chassant pendant des heures le long de la route, et d'autres observations fortuites, semblent confirmer cette opinion. L'adaptation des loups aux habitats perturbés est cruciale pour comprendre le rétablissement des loups en Amérique et en Europe au cours des dernières décennies (Mech 1995).

**Les loups peuvent s'habituer progressivement aux autoroutes et autres habitats perturbés dans un processus qui peut prendre quelques générations et qui est illustré par le changement de comportement de F3. Lorsqu'elle est devenue adulte, elle a établi son domaine vital des deux côtés de l'autoroute, en raison de**

**trois circonstances.** **Premièrement**, elle connaissait bien l'autoroute et les viaducs, puisqu'elle les avait visités sporadiquement les années précédentes avec sa meute de naissance ; **deuxièmement**, la zone était apparemment saturée de loups, les nouveaux couples étant obligés de s'installer dans des habitats très perturbés ; et enfin, F3 semblait être un loup particulièrement **intrépide**, comme le suggéraient son comportement agressif lors de sa capture, le fait que nous l'ayons observé en train d'attaquer un troupeau de moutons en plein jour en présence du berger, et son utilisation d'habitats beaucoup plus perturbés que l'autre membre de sa meute portant un collier émetteur.

**L'idiosyncrasie** des loups individuels peut influencer leur adaptation aux habitats perturbés, ainsi que celle de leur progéniture. **Cette variation individuelle a été soulignée dans**

**pratiquement toutes les études sur le comportement des loups en captivité** (Rabb et al. 1967 ; Fox 1971 ; Zimen 1981) et dans certaines études dans la nature (Peterson et al. 2002). Paquet et Callaghan (1996) ont rapporté que la mort d'une femelle reproductrice a réduit de façon drastique l'utilisation d'un passage souterrain par une meute de loups dans le parc national de Banff, et ont déclaré que « **l'accoutumance et la transmission sociale de l'information peuvent être importantes pour établir une utilisation constante des passages souterrains** ».

Après avoir établi son territoire des deux côtés de l'autoroute, F3 a élevé 6 petits en 2000 et 5 en 2001, qui vivaient à moins de 1000 m de l'autoroute au moins de mai à octobre, et étaient donc particulièrement habitués à vivre autour des autoroutes. Les caractéristiques génétiques et **culturelles** de ces loups sont susceptibles de prévaloir dans les environnements où se trouvent des autoroutes.

Les loups sont des animaux adaptables, sociaux et se reproduisent rapidement (Mech 1995), ils ont donc plus d'occasions d'apprendre des autres individus du même groupe et de transmettre des informations à un plus grand nombre de descendants. Parmi les grands

carnivores, les ours bruns se trouvent dans la situation opposée en ce sens qu'ils sont solitaires et ont un taux de reproduction plus faible. Ils semblent avoir plus de difficultés à s'adapter aux autoroutes. Dans un échantillon de plus de 5000 relocalisations radio de 51 ours entre 1996 et 2001, Gibeau et Herrero (1998) ont constaté qu'aucune femelle munie d'un collier radio ne traversait l'autoroute transcanadienne (20 000 véhicules/jour en été) dans le parc national de Banff ; 5 ours mâles la traversaient, mais 1 seul le faisait régulièrement. Dans la même région, Clevenger (1999) a rapporté que sur une période de surveillance de 35 mois, les structures de franchissement ont été utilisées pour les déplacements à travers l'autoroute 355 fois par des ours noirs, 351 fois par des cougars, 256 fois par des loups, et plus de 3000 fois par des coyotes, mais seulement 15 passages de grizzlis ont été détectés, 9 d'entre eux par 3 mâles adultes connus et marqués par radio et 6 par des individus inconnus. En Slovénie, Kaczensky et al. (2003) ont constaté que seuls 3 des 15 ours bruns radiomarqués vivant dans un rayon de 10 km de l'autoroute Ljubljana-Razdrto clôturée à quatre voies (7500 véhicules/jour) l'ont traversée 7 fois, et tous étaient des ours subadultes.

**Le fait que les loups soient capables de traverser régulièrement les autoroutes de notre zone d'étude ne signifie cependant pas que les autoroutes ne posent aucun problème aux loups.**

Les autoroutes clôturées redirigent probablement les mouvements des loups vers les points de passage, et certains individus refusent d'utiliser ces installations (Paquet et Callaghan 1996 ; Clevenger 1999). De plus, les loups sont heurtés par des véhicules, même sur les autoroutes clôturées. Dans notre zone d'étude, aucun loup portant un collier radio n'a été tué par un véhicule sur l'autoroute, mais 3 loups sans collier ont été tués par des voitures dans la section de 58 km que nous avons surveillée de 1997 à 2000, et 3 des 11 loups portant un collier radio ont été tués par des voitures sur des routes secondaires non clôturées ou des pistes. Dans le parc national de Banff, 16 loups ont été tués par des voitures sur une période de 18 ans, 81% et 19% le long de sections non clôturées et clôturées, respectivement (Clevenger et al. 2001*b*). Sur la route US 53 non clôturée dans le Wisconsin, 1 des 59 loups porteurs de colliers radio et 2 loups non porteurs de colliers radio ont été tués par des véhicules de 1994 à 1999 (Kohn et al. 1999). Cependant, ces études indiquent que les perturbations et la mortalité causées par les autoroutes ne semblent pas constituer une menace sérieuse pour les populations de loups.

En revanche, l'effet barrière causé par la RDA est beaucoup plus important que celui de l'autoroute étudiée, puisqu'en Espagne, il a retardé l'expansion de la population de loups pendant près de deux décennies, et qu'au Portugal - où l'habitat est plus perturbé et la rivière plus large, car plus proche de son embouchure - l'artère semble isoler la petite population méridionale dispersée (composée d'environ huit meutes) de la population dense du nord (Moreira 1998). En Espagne, dans les années 1980 et pendant la majeure partie des années 1990, plusieurs loups solitaires et deux meutes distantes de près de 200 km ont été détectés au sud du fleuve Duero, mais la population n'a pas augmenté pendant plus de 15 ans (Blanco et Cortés 2002).

Nous ne pouvons penser qu'à trois explications plausibles pour cette période de stase de la population de loups au sud du fleuve Duero, suivie d'une expansion rapide : (1) une mauvaise qualité et distribution de l'habitat, (2) des différences dans le niveau de persécution, et (3) une immigration réduite et, en raison de la barrière que constitue la RDA, un **effet Allee**, qui prédit une diminution de la reproduction et (ou) de la survie lorsque les individus

conspécifiques ne sont pas assez nombreux (Courchamp et al. 1999 ; Stephens et Sutherland 1999), principalement chez les espèces sociales (Courchamp et al. 2000). La qualité de l'habitat ne semble pas être moins bonne au sud de la rivière. Les forêts représentent 7% de l'habitat au nord du fleuve Duero, mais 26% au sud du fleuve, et représentaient 42% des domaines vitaux des loups radio-équipés vivant au sud du fleuve (Cortés 2001 ; J.C. Blanco et Y. Cortés, données non publiées). Nous n'avons pas détecté de différences dans les autres caractéristiques de l'habitat, y compris la disponibilité de la nourriture, des deux côtés de la rivière. De plus, les loups sont totalement protégés au sud du fleuve Duero, alors qu'il existe un petit quota de chasse au nord. La persécution illégale ne semble pas non plus être plus élevée dans le sud. Parmi les loups marqués par radio, seul 1 sur 4 (25%) a été tué illégalement dans le sud, contre 3 sur 7 (43%) dans le nord.

La **stagnation** de la population pendant près de deux décennies pourrait être due à l'**effet Allee**. Ainsi, la tendance de la population au sud du fleuve Duero - à moins d'un kilomètre de la population du nord - était presque identique à celle montrée par la population de loups récemment établie en Scandinavie, qui a été formée à partir de quelques disperseurs de la Finlande, à 1000 km de distance (Wabakken et al. 2001 ; Vilà et al. 2002). La population Scandinave a stagné à cause des effets de la consanguinité et (ou) de l'évitement de l'inceste, mais l'arrivée d'un seul nouveau mâle en provenance de la population source de Finlande a déclenché une floraison rapide de la population (Vilà et al. 2002). **Dans notre étude, l'arrivée régulière de loups au sud du fleuve Duero suggère que la stagnation de 15 ans a pu être due à l'attraction des congénères (Reed et Dobson 1993), qui aurait découragé les disperseurs de s'installer au sud du fleuve, où il n'y avait pratiquement pas de congénères.** En l'absence de l'effet barrière de la RDA, l'expansion de la population aurait probablement été aussi régulière qu'au nord de la rivière.

Cette étude suggère que l'ajout de plusieurs petites barrières peut avoir des **effets synergiques**, créant un effet barrière beaucoup plus fort. Jusqu'à présent, les autoroutes n'ont pas exercé un effet évident sur les populations de loups en Espagne, mais beaucoup d'entre elles sont de construction récente et ajoutent progressivement des stations-service, des hôtels et d'autres installations, ce qui peut augmenter l'effet de barrière. En outre, le nombre d'autoroutes clôturées à quatre voies augmente rapidement. Dans une zone de 25 000 km<sup>2</sup> qui comprend notre zone d'étude, il y avait 175 km d'autoroutes en 1997, et 635 km supplémentaires sont prévus d'ici 2007. **Ces barrières, agissant ensemble, peuvent avoir eu un impact encore non détecté sur les autoroutes individuelles.** Nous recommandons donc de construire des passages à faune comme mesure de routine dans toute nouvelle infrastructure, en suivant les procédures décrites dans la littérature scientifique examinée dans cet article. La petite population de loups Portugais au sud du fleuve Duero a diminué ou est restée stable au cours des 30 dernières années, contrairement à la population florissante au nord du fleuve (Grilo et al. 2002). Comme la RDA est probablement une barrière importante, le contact naturel avec la population Espagnole émergente au sud du fleuve devrait être encouragé pour permettre à cette population Portugaise de se rétablir. Le fleuve Duero est le seul grand fleuve de l'aire de répartition du loup gris dans la péninsule Ibérique. Cependant, un schéma d'obstacles similaire à celui décrit dans cet article est commun le long d'une grande partie des autres grands fleuves Ibériques et Européens, qui peuvent constituer des barrières importantes pour les loups et autres grands mammifères. Il existe tellement de combinaisons différentes d'obstacles potentiels qu'il est difficile de proposer des modifications standard



pour minimiser l'effet barrière des artères fluviales. Cependant, nous suggérons d'identifier les zones les moins perturbées le long des principaux fleuves et de les garder aussi perméables que possible comme faisant partie des **corridors** pour les grands mammifères qui devraient être activement préservés dans les paysages fragmentés.