

Preuve de la dispersion des loups dans les habitats anthropiques des Carpates Polonaises

Biodivers Conserv (2009) 18:2173–2184
DOI 10.1007/s10531-009-9581-y

ORIGINAL PAPER

Evidence of wolf dispersal in anthropogenic habitats of the Polish Carpathian Mountains

Roman Gula · Roland Hausknecht · Ralph Kuehn

Résumé

Au cours de leur maturation, la plupart des jeunes loups quittent leur meute natale et se dispersent à la recherche de partenaires d'accouplement, d'une meilleure disponibilité de nourriture et de nouveaux territoires. Nous avons cherché à savoir si cette dispersion est influencée par les infrastructures anthropiques dans une zone de 5 000 km² de la région orientale des Carpates Polonaises occupée par des loups. Un loup mâle muni d'un collier émetteur a parcouru 230 km en se dispersant à travers des collines boisées et des vallées densément peuplées. Pour vérifier si une telle dispersion est courante dans la population, nous avons analysé par génotypage microsatellite 39 échantillons prélevés sur des loups capturés vivants ou trouvés morts dans la zone d'étude. Bien que les génotypes obtenus aient été assignés à différents groupes dans les tests bayésiens, nous n'avons pas pu attribuer cette structure à des caractéristiques du paysage, mais plutôt à une ascendance commune d'individus de loups trouvés dans des endroits éloignés. De plus, nous n'avons pas pu détecter de structure génétique spatiale dans la population de loups, indiquant une occurrence aléatoire des génotypes dans la zone d'étude. L'observation du loup qui se disperse et l'absence de structure génétique spatiale impliquent que les loups sont toujours capables d'errer dans toute la zone malgré une forte densité de routes et une population humaine dense. Ainsi, nous avons conclu que l'infrastructure anthropique existante ne restreint pas la dispersion des loups dans la zone et que les loups étudiés représentent une partie cohérente de la population de loups des Carpates Polonaises.

INTRODUCTION

La fragmentation de l'habitat causée par des barrières anthropiques est connue pour avoir des effets démographiques et génétiques néfastes sur les populations d'animaux sauvages (Trombulak et Frissell 2000 ; Forman et Alexander 1998). Ces effets sont causés soit par la perte et la fragmentation des habitats (ibid.), soit par la mise en place d'obstacles physiques à la dispersion et au flux génétique. Cet impact sur la variation génétique et le flux de gènes a été démontré pour les espèces de petite taille ou ayant un rayon de dispersion relativement faible (Gerlach et Musolf 2000 ; Keller et Largiader 2003 ; Keller et al. 2005). Dans des études récentes, cela a également été démontré pour les ongulés (Epps et al. 2005 ; Kuehn et al. 2007) et les carnivores (Riley et al. 2006 ; Dixon et al. 2007).

Les **Carpates** représentent le plus grand refuge de loups (*Canis lupus*) en Europe avec une population estimée à 4 000 individus (Boitani 2000). La population de loups qui habite les

Carpates est particulièrement importante pour la survie à long terme de l'espèce en Europe en raison de sa taille et de son potentiel à servir de lien entre les populations de loups du nord et du sud de l'Europe. Cinquante ans de régime communiste ont protégé la nature des Carpates de tout développement humain majeur. Un mode de vie rural traditionnel et des paysages semi-naturels - un habitat convenable pour la faune - ont été préservés (Salvatori et al. 2002). Depuis la transition politique de 1989, la région est confrontée à une conversion rapide à l'économie de marché, à une modification des modes d'utilisation des sols (Webster et al. 2001), ainsi qu'à une augmentation de la population humaine. La question se pose donc de savoir si la dispersion individuelle des loups n'est pas déjà restreinte par le trafic, les infrastructures et les établissements humains, ce qui pourrait entraîner une fragmentation et un isolement de la population de loups des Carpates en Pologne.

Les loups vivent en groupes familiaux composés des parents et de deux à trois générations de descendants. La plupart des jeunes loups jusqu'à l'âge de 3 ans quittent la meute natale et se dispersent pour trouver un partenaire et s'installer (résumé dans Mech et Boitani 2003). La capacité des loups à se disperser à travers différents types d'habitats est bien documentée en Amérique du Nord, en Finlande et en Espagne (Fritts et Mech 1981 ; Ballard et al. 1983 ; Fritts 1983 ; Messier 1985 ; Merrill et Mech 2000 ; Kojola et al. 2006 ; Blanco et Cortés 2007) mais très peu de choses sont connues sur la dispersion des loups en Europe continentale (Linnel et al. 2005).

Deux études génétiques ont été menées sur les loups traitant du flux génétique et de ses barrières à l'échelle du continent (Carmichael et al. 2001 ; Geffen et al. 2004). La dispersion au-delà de l'aire de répartition de la population et la colonisation subséquente de nouvelles régions ont été démontrées pour les loups dans les Montagnes Rocheuses (Forbes et Boyd 1996, 1997) ainsi qu'en France-Suisse et en Scandinavie (Valiere et al. 2003 ; Vilà et al. 2003 ; Fabbri et al. 2007). Plusieurs études récentes sur les loups ont appliqué des méthodes de génétique moléculaire pour étudier les processus de colonisation de populations de loups en expansion naturelle (Fabbri et al. 2007), pour déterminer la structure génétique des populations, l'histoire démographique et l'histoire des meutes de loups (Aspi et al. 2006 ; Liberg et al. 2005) ou pour identifier les facteurs écologiques affectant la structure génétique des populations de loups (Pilot et al. 2006).

Un haut degré de **fragmentation** de la forêt, une population humaine relativement élevée et la densité des routes impliquent que la dispersion des loups dans la partie orientale des Carpates Polonaises pourrait être limitée (Theuerkauf et al. 2007). En utilisant la radio-télémetrie et la génétique moléculaire, nous avons analysé si les **infrastructures** construites par l'homme affectent le mécanisme de base de la dispersion des loups de leurs meutes natales vers les zones adjacentes. Ainsi, nous avons cherché à savoir si les loups qui occupent le paysage anthropique de la partie orientale des Carpates Polonaises représentent une partie continue de la population plus large des Carpates.

METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude était située dans la partie orientale des Carpates Polonaises (SE Pologne). La zone couvre près de 5 000 km² d'aire de répartition du loup dans les monts Beskid Niski, les monts Bieszczady et les contreforts de Przemysl-Dynów (48°60-49°49 N, 21°10-22°54 E, Fig. 1). La température annuelle moyenne est de 5,5°C. Les précipitations annuelles moyennes varient de 800 à 1 200 mm. La forêt couvre 58% de la superficie et contient du hêtre commun (*Fagus sylvatica*), du sapin blanc (*Abies alba*), de l'épicéa commun (*Picea abies*), de l'aulne gris (*Alnus incana*), du pin sylvestre (*Pinus silvestris*), mélèze d'Europe (*Larix decidua*), charme d'Europe (*Carpinus betulus*), bouleau argenté (*Betula verrucosa*), chêne (*Quercus robur*), érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), saule (*Salix* sp.) et l'érable de Norvège (*Acer platanoides*).

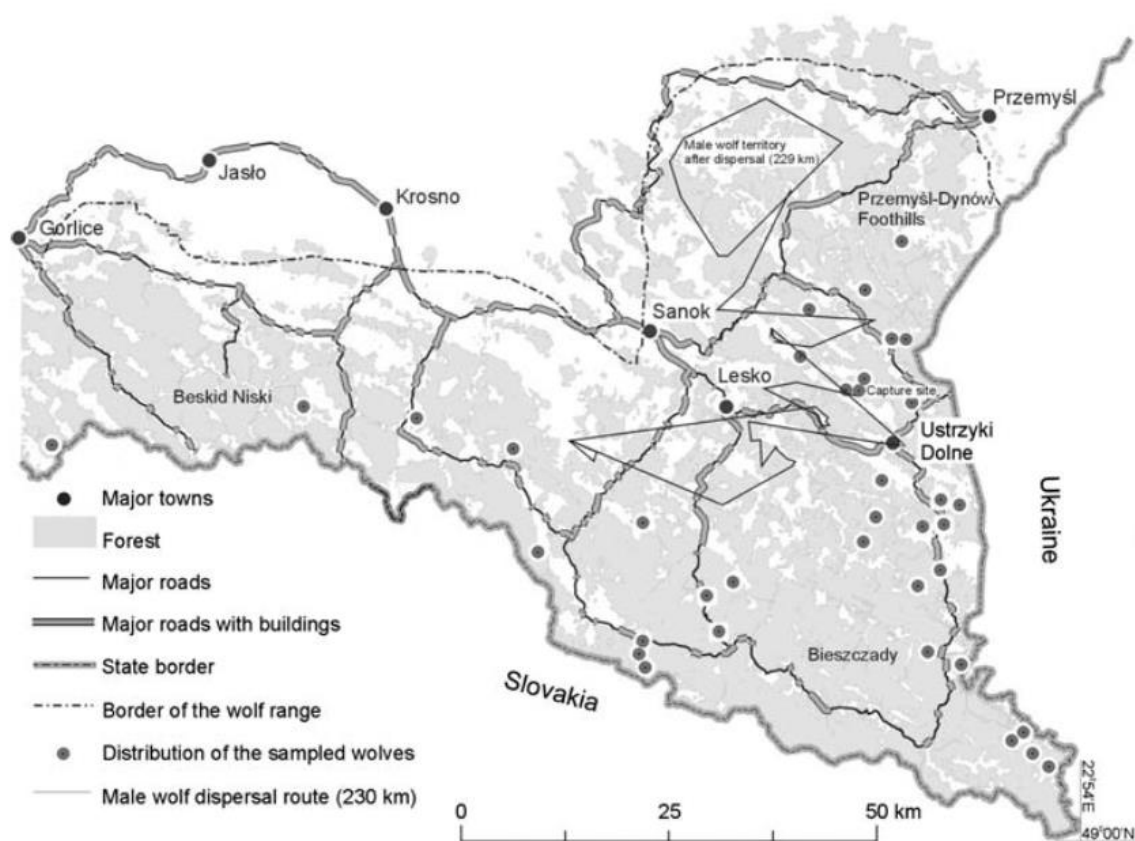


Fig. 1. Zone d'étude montrant la route de dispersion du loup mâle radiomarqué et la distribution des échantillons de loups collectés pour l'analyse ADN entre 2001 et 2007

Les monts Bieszczady et Beskid Niski, dont l'altitude maximale est de 1 300 m, se caractérisent par une mosaïque de collines boisées et de vallées ouvertes où les habitations sont fréquentes. Dans les parties élevées, le long de la frontière nationale avec la Slovaquie et l'Ukraine, la densité humaine est faible (10 personnes/km²) et les forêts représentent jusqu'à 80%. Les parties basses et septentrionales sont plus densément peuplées (jusqu'à 50 personnes/km²) avec une couverture forestière de moins de 50%. La région de Bieszczady se distingue des contreforts de Przemysl-Dynów par des agglomérations construites le long de 70% de la principale voie de communication reliant les principales villes Gorlice (29 000 habitants), Jaslo (38 000 habitants), Krosno (48 000 habitants), Sanok (42 000 habitants), Lesko (6 000 habitants) et Ustrzyki Dolne (10 000 habitants) (Fig. 1). Les routes principales sont à deux voies sans clôtures. Elles constituent des axes d'urbanisation et de peuplement

qui s'étendent en moyenne sur 54% des routes principales (Fig. 1). Le volume de trafic varie de 5 000 à 35 000 véhicules/semaine. La zone d'étude est le bastion des loups Polonais et accueille 150-230 individus, représentant 30-40% de l'ensemble de la population de loups Polonais (Gula et al. 2002 ; Gula 2008a).

Collecte des données

Entre 2001 et 2007, nous avons collecté 39 échantillons de loups dans toute la zone d'étude. Les échantillons collectés provenaient de loups morts récupérés occasionnellement par le personnel forestier (31 échantillons : 13 mâles et 18 femelles), d'individus capturés vivants (quatre échantillons : trois femelles et un mâle), et de sang que nous avons trouvé en suivant des loups dans la neige (quatre échantillons : uniquement des mâles). Nous avons conservé les tissus obtenus à partir d'individus morts (~2 g) dans de l'alcool à 70% et les échantillons de sang dans de l'EDTA.

Nous avons piégé un loup mâle de 3 ans au printemps 2003 et l'avons équipé d'un collier radio VHF. Par la suite, nous avons tenté de localiser le mâle par radio à l'aide d'une triangulation au sol tous les jours. Comme le loup semblait être un individu non résident, errant sur de vastes zones, nous avons réussi à le localiser 29 jours sur 48, à des intervalles allant de 1 à 6 jours, jusqu'à ce qu'il s'installe l'été 2003. La zone totale qu'il a traversée durant cette période a été estimée sur la base des localisations (polygone convexe minimum, PCM). En outre, nous avons calculé l'ensemble du trajet parcouru comme étant la distance en ligne droite entre les localisations quotidiennes consécutives, la distance quotidienne moyenne parcourue, et nous avons compté combien de fois le loup radié a traversé des routes principales (volume de trafic >5000 véhicules/semaine).

Analyse de la fragmentation de l'habitat

Nous avons estimé l'aire de répartition des loups sur la base d'un recensement hivernal des traces dans la neige, réalisé en 2003 (Gula 2008b). Au total, 291 traces de loups ont été enregistrées sur 3 236 km de transects. Les pistes ont été cartographiées et l'aire de répartition des loups a été estimée en traçant une distribution de densité à noyau de 95% (Gula 2008b). Nous avons calculé le pourcentage de couverture forestière, de routes et de densité humaine dans l'aire de répartition estimée des loups avec le logiciel ArcGIS 8.3 (ESRI) en utilisant les couches numériques correspondantes. Le degré de fragmentation de la forêt a été évalué dans l'aire de répartition des loups en calculant les indices de fragmentation fournis par Jaeger (2000) : (1) nombre de patchs forestiers, (2) indice de cohérence, (3) indice de fractionnement et (4) taille de maille effective.

Analyse génétique de la structure des populations...

RESULTATS

La zone échantillonnée comprenait une zone de loup de 4 993 km². La forêt était composée de 825 patchs et couvrait 58,3% de la zone. L'indice de cohérence de la forêt était de 3,0%, l'indice de division de 32,9 et la taille de la maille effective de 8,8km². La densité humaine moyenne s'élevait à 48,2 personnes/km² et la densité des routes pavées était de 0,48 km/km².

Le mâle radio-pisté capturé dans les contreforts de Przemysl-Dynów a traversé les monts Bieszczady et Beskid Niski pendant 48 jours (Fig. 1). Il est ensuite retourné dans les contreforts de Przemysl-Dynów et s'est finalement installé à 30 km au nord du site de capture, où il s'est accouplé avec succès au cours des deux années suivantes (Tsunoda et al. 2008). Au cours de sa dispersion, il a couvert une zone totale de 1 435 km² (MCP) et a parcouru une distance de 230 km. La distance moyenne parcourue quotidiennement était de 4,8 km/jour. Le loup a traversé les routes principales au moins 18 fois, y compris quatre traversées de la route principale reliant Sanok et Ustrzyki Dolne (Fig. 1).

La population de loups étudiée présentait des valeurs intermédiaires d'hétérozygotie ($H_O = 0,56$; $SD = 0,09$; $H_E = 0,66$; $SD = 0,11$) avec un nombre moyen d'allèles de 5,75 (fourchette 4-8 ; $SD 1,7$). La richesse allélique variait de 3,97 à 7,95. Le PID pour une combinaison croissante de locus était de $3,78e-7$ pour les individus non apparentés et de $2,07e-3$ pour les individus apparentés. Ainsi, nous avons respecté les directives de PID (0,01-0,001) établies par Waits et al. (2001). Les tests exacts ont montré que la population analysée n'était pas en HWE. Nous avons observé un déficit hétérozygote pour deux loci, CPH4 et FH2079 ($P < 0,01$).

Le test de Mantel n'a montré aucune corrélation entre les distances génétiques dérivées du coefficient de parenté de Wang et les distances géographiques, ni pour l'ensemble des échantillons ($r = 0,129$; $P = 0,05$) ni pour les loups mâles et femelles séparément (valeurs : $r_m = 0,138$; $P_m = 0,08$; $r_f = 0,06$; $P_f = 0,26$). De plus, l'autocorrélation spatiale n'était pas significative, ni pour l'ensemble de l'échantillon ni pour les deux sexes considérés séparément (données non montrées).

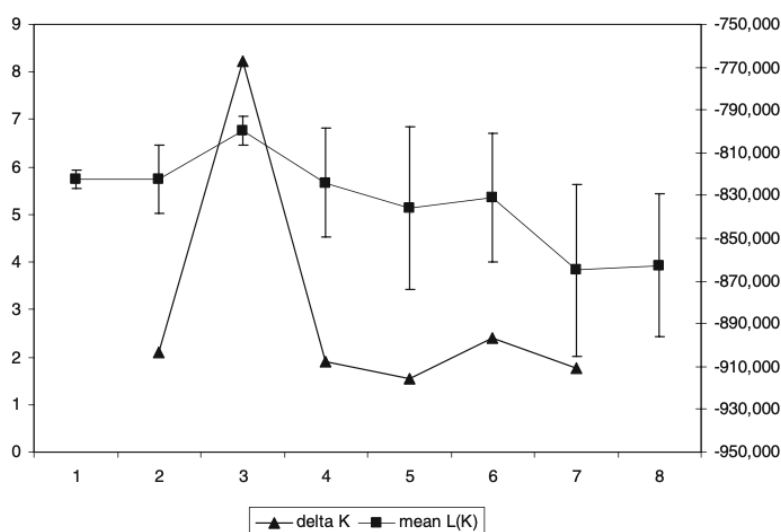


Fig. 2. Résumé des résultats du clustering pour la population de loups ($n = 39$) avec la moyenne $\ln(K)$ pour 20 répétitions (les barres SD sont indiquées) et ΔK en fonction de K (moyenne \pm SD sur 20 répétitions par K)

L'analyse de la sous-structure génétique des loups de Bieszczady a révélé une faible solution de regroupement pour les échantillons analysés en trois clusters, comme le montre la valeur moyenne de $\ln(K)$ sur 20 passages indépendants par K et la valeur ΔK d'Evanno (Fig. 2). Les clusters les plus distincts contenaient trois (intervalle 0,703-0,713 ; moyenne 0,708, $SD 0,005$)

ou dix loups (intervalle 0,807-8,880 ; moyenne 0,850, SD 0,032) comme déterminé avec Geneland, tandis que le reste des échantillons a été assigné plus ou moins clairement à un troisième cluster (intervalle 0,244-0,573 ; moyenne 0,435, SD 0,093). Grâce au transfert de la sortie graphique de Geneland vers le SIG, nous avons démontré la localisation de ces trois clusters par rapport à l'infrastructure humaine (Fig. 3). En particulier, la mise en forme des clusters 1 et 3 (Fig. 3 a, c) a montré une indépendance par rapport à ces caractéristiques d'habitat, car des loups provenant de parties éloignées de la zone d'étude et de zones opposées des villes ont été assignés aux mêmes clusters.

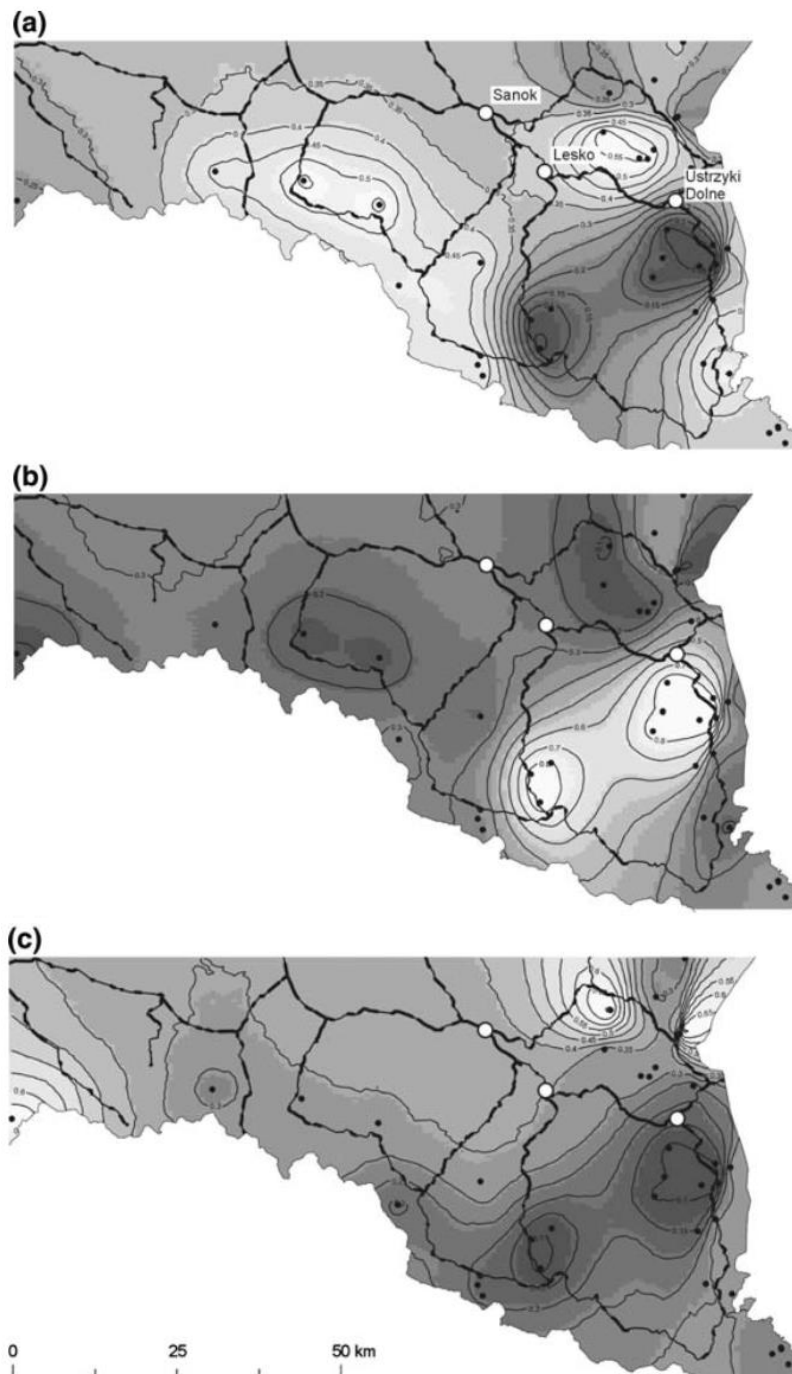


Fig. 3. Emplacement des discontinuités génétiques pour trois clusters dans la zone d'étude détectés avec le logiciel Geneland. La probabilité postérieure individuelle d'appartenir à l'un des clusters est indiquée pour chaque cluster séparément (a, b, c) ainsi que les principales caractéristiques du paysage (routes principales, villes et établissements le long des routes)

DISCUSSION

La pression anthropique sur l'habitat du loup étudié est élevée (moyenne de 48,2 personnes/km²) par rapport aux autres habitats du loup en Europe. La densité humaine dans les aires de répartition des loups en Croatie, en Espagne et en Italie se situe entre 20 et 30 personnes/km², contre seulement 7 personnes/km² dans la forêt de Bialowieza, en Pologne (résumé dans Theuerkauf et al. 2007). La densité routière de 0,45 km/km² observée dans notre étude a été reconnue comme une valeur seuil pour la présence de loups dans le Wisconsin (Mladenoff et al. 1995). Cependant, d'autres études ont montré que les loups sont présents dans des zones à forte densité routière (>0,45 mais <1,0) lorsqu'ils sont interconnectés à de grandes populations **sources** vivant dans des zones à faible densité routière (Mech 1989 ; Mladenoff et al. 1999). Notre zone d'étude est caractérisée par une population humaine relativement élevée et une forte densité routière associée à une fragmentation substantielle de la forêt. Les habitats des loups dans le sud de la Pologne sont densément peuplés par les humains, contiennent de nombreuses barrières anthropogéniques, et sont donc considérés comme des habitats plus pauvres pour les loups que les zones du nord-est de la Pologne (Jedrzejewski et al. 2005). Néanmoins, les loups des Monts Bieszczady sont habitués à la présence humaine et sont manifestement capables de faire face aux perturbations anthropiques (Theuerkauf et al. 2007).

Bien qu'une comparaison directe entre les études soit difficile en raison de l'application de différents nombres et types de loci microsatellites, la diversité génétique de la population étudiée ressemble à la diversité génétique de la population Italienne de loups (Lucchini et al. 2002 : population colonisatrice : $H_O = 0,524$, $H_E = 0,517$; population source : $H_O = 0,650$, $H_E = 0,598$). Le niveau d'hétérozygotie et l'écart par rapport à l'HWE peuvent être attribués à la petite taille de l'échantillon (Hedrick 2005) ou, comme dans notre étude, à la présence d'individus étroitement apparentés.

La dispersion du loup radio-pisté indique que les loups sont capables de se déplacer dans l'ensemble de la zone d'étude malgré les fortes densités humaines et routières, la présence de routes à fort trafic, les établissements humains et un degré élevé de fragmentation forestière. Bien que les loups soient connus pour leur capacité à traverser les autoroutes en Espagne (Blanco et al. 2005), les routes très fréquentées limitent les déplacements des loups dans d'autres régions et sont la cause d'une part importante de leur mortalité (résumé dans Fritts et al. 2003). Néanmoins, sur la base du seul loup radio-pisté, nous n'avons pas été en mesure de différencier s'il s'agissait d'une dispersion exceptionnelle ou d'une preuve de dispersion fréquente et non perturbée dans la zone d'étude.

Comme nous n'avons pas reçu de signes de structure génétique en fonction de la distance géographique dans le test de Mantel ou dans les analyses génétiques spatiales, il n'y avait aucune indication de barrières limitant le flux génétique ou d'isolement par la distance. L'absence de toute structure génétique spatiale, ni pour les distances croissantes de l'ensemble de l'échantillon, ni pour l'un ou l'autre sexe, démontre la distribution aléatoire des génotypes dans la distance de distribution de l'échantillon analysé jusqu'à 100 km. Selon Linnel et al. (2005), 60% de tous les événements de dispersion enregistrés se situent dans un rayon de 100 km, tandis que 94% des distances de dispersion ne dépassent pas 300 km. La valeur médiane de dispersion dans les populations de loups en expansion naturelle en Finlande était

de 98,5 km (Kojola et al. 2006) alors que dans les habitats agricoles d'Espagne, la distance moyenne de dispersion n'était que de 32 km (Blanco et Cortés 2007). Ainsi, nous ne devrions pas nous attendre à une structure génétique spatiale dans la distance de dispersion moyenne des loups. Par conséquent, nos résultats indiquent que la dispersion des loups se poursuit dans la région et qu'il n'y a pas de barrières limitant les flux génétiques dans la région, malgré une dégradation croissante de la cohérence du paysage.

Les tests d'assignation bayésien ont été appliqués dans plusieurs études pour analyser la structure des populations ou pour obtenir une estimation génétique de la dispersion (Berry et al. 2004 ; Aspi et al. 2006 ; Dixon et al. 2007). En ce qui concerne la fragmentation, Riley et al. (2006) ont démontré la subdivision des populations de lynx roux et de coyotes en clusters distincts séparés par des routes de trafic et ils ont détecté des migrants assignés à des populations différentes de leur lieu de capture. Contrairement à cette étude, nous n'avons pas pu déterminer des populations d'origine putatives en raison de l'absence de telles barrières évidentes et de l'échantillonnage essentiellement opportuniste de loups morts dans toute la zone d'étude. Bien que la probabilité individuelle d'appartenir à un certain groupe soit <90%, nous avons pu identifier l'emplacement de ces groupes par rapport aux infrastructures humaines en intégrant les résultats de Geneland aux données sur le paysage dans le SIG. Ainsi, nous n'avons pas pu attribuer l'affectation des grappes d'individus à certaines caractéristiques de l'habitat ou à des barrières limitant le flux génétique. En revanche, les résultats de clustering obtenus démontrent que la localisation des clusters était indépendante des caractéristiques de l'habitat ou des barrières potentielles de dispersion et indiquent une libre dispersion des loups dans la zone d'étude. Le fait que nous n'ayons pas obtenu de clusters clairement prononcés dans les deux approches bayésiennes soutient notre hypothèse de libre flux génétique dans toute la zone.

CONCLUSIONS

Les routes et les zones développées le long des routes n'étaient pas infranchissables pour les loups dans la zone étudiée, comme le montre le loup radio-pisté. Les faibles probabilités d'assignation des loups pour les différents clusters et la discordance entre les discontinuités génétiques et les caractéristiques du paysage indiquent un flux génétique continu. L'absence de sous-structure spatiale prononcée dans la population prouve que le flux génétique n'est pas encore interrompu par les barrières artificielles existantes et que la subdivision de la population causée par la fragmentation ne peut pas encore être détectée dans notre zone d'étude.