

## Le loup et la ville : réflexions sur la conservation des loups dans l'anthropocène

Animal Conservation

ZSL  
LET'S WORK  
FOR WILDLIFE

Animal Conservation. Print ISSN 1367-9430

### The wolf and the city: insights on wolves conservation in the anthropocene

M. Zanni , R. Brogi , E. Merli & M. Apollonio

Department of Veterinary Medicine, University of Sassari, Sassari, Italy

#### Résumé

Après une longue période de persécution par l'homme qui l'a conduit à l'extinction dans la majeure partie de son aire de répartition, le loup connaît un rétablissement rapide. Bien qu'il soit décrit comme une espèce insaisissable ne vivant que dans des zones reculées, les loups occupent depuis peu des paysages dominés par l'homme, ce qui augmente la fréquence des contacts directs avec les humains. Néanmoins, il n'est pas clair si cette situation est uniquement due à une augmentation numérique ou si elle est partiellement facilitée par une plus grande tolérance des loups vis-à-vis de la proximité humaine. Nous nous sommes concentrés sur une région Européenne offrant une population de loups abondante, répandue et suivie sur le long terme pour analyser la distribution des meutes de loups et sa relation avec la présence humaine dans des zones recolonisées sur quatre périodes différentes (1972, 1996, 2005 et 2016). Dans l'ensemble des zones recolonisées au cours des différentes périodes, les loups étaient initialement situés dans les montagnes et les collines, n'occupant les plaines que dans un passé récent. Bien qu'ils aient toujours eu tendance à se situer le plus loin possible des agglomérations urbaines, en particulier de celles de plus de 5000 habitants, en 2016, 70% des meutes comprenaient au moins une agglomération urbaine dans le domaine vital prévu. De plus, la distance maintenue par les loups par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche était plus contrainte dans les zones de recolonisation récente (2005 et 2016) et dans la chaîne altitudinale montagneuse, probablement en raison d'une disponibilité réduite des territoires. Nous avons montré que les loups ont tendance à se tenir aussi loin que possible des humains, mais qu'ils peuvent aussi occuper de façon permanente des paysages dominés par les humains pour faire face à la moindre disponibilité d'espace induite par leur recolonisation remarquablement réussie. Nos résultats mettent en lumière un scénario à venir pour la conservation des grands carnivores.

#### INTRODUCTION

Les loups *Canis lupus* ont connu historiquement l'une des plus fortes persécutions jamais enregistrées sur un grand carnivore par l'homme. Ils ont été complètement éliminés d'une grande partie de leur aire de répartition d'origine par une chasse intense et continue, le piégeage et l'empoisonnement, en Europe occidentale et en Amérique du Nord (Boitani, 2000 ; Ripple et al., 2014). Contrairement aux autres carnivores, la persécution directe a été la cause réelle du déclin et de l'extinction des loups dans plusieurs régions, plutôt que des modifications environnementales ou une forte réduction de la disponibilité des proies (Breitenmoser, 1998 ; Boitani, 2000). En effet, contrairement aux grands félins ou aux ours, les loups pouvaient compter sur leur plasticité écologique bien connue pour survivre dans de nombreux contextes environnementaux différents, même dans ceux fortement modifiés par

l'homme (Blanco & Cortes, 2007 ; Eggermann et al., 2011 ; Llaneza, Lopez-Bao, & Sazatornil, 2012 ; Ahmadi, Lopez-Bao, & Kaboli, 2014 ; Kuijper et al., 2016). Ainsi, leur extinction a été, dans la plupart des cas, le résultat d'un effort délibéré et constant visant à supprimer une cause de forte nuisance pour l'élevage et parfois un danger pour les humains eux-mêmes (Cayuela, 2004 ; Treves et al., 2004 ; Kusak, Skrbinsek, & Huber, 2005 ; Bisi et al., 2007). Aujourd'hui encore, la mortalité d'origine humaine est la principale source de mortalité des loups dans de larges portions de leur aire de répartition, principalement dans les pays occidentaux où la densité de population humaine est variable (Alvares, Pereira, & Petrucci-Fonseca, 2000 ; Carreira & Petrucci-Fonseca, 2000 ; Lovari et al., 2007 ; Treves et al., 2017 ; Musto et al., 2021). Comme rapporté pour d'autres grands carnivores (Klees van Bommel et al., 2020), la proximité des établissements urbains peut être dangereuse pour les loups, qui peuvent réduire leurs déplacements (Ferreiro-Arias et Llaneza, soumis) ou s'approcher des établissements humains uniquement la nuit (Kojola et al., 2016) pour éviter les contacts avec les humains. Ceci est cohérent avec l'histoire de l'espèce en Europe occidentale et en Amérique du Nord où les loups ont été éradiqués de tous les environnements à l'exception des zones forestières éloignées caractérisées par une présence humaine limitée et la rareté des établissements urbains, finalement représentés par des fermes éparses ou de minuscules villages (Promberger & Hofer, 1994 ; Boitani & Ciucci, 1995) faisant du loup un représentant typique des refuges écologiques (Kerley, Kowalczyk, & Cromsigt, 2012). Ce phénomène a biaisé la perception des préférences d'habitat du loup, convainquant les chercheurs que le loup était une espèce forestière typique avec une forte aversion pour toutes les infrastructures liées à l'homme, comme les routes et les villes, et les environnements modifiés par l'homme, comme les paysages agricoles (Ciucci et al., 1997 ; Theuerkauf, Rouys, & Jedrzejewski, 2003 ; Cayuela, 2004 ; Włodzimierz Jezdrzejewski et al., 2005 ; Oakleaf et al., 2006 ; Lesmerises, Dussault, & St-Laurent, 2012).

De nombreuses études ont modélisé et prédit des habitats favorables aux loups (Whittington, St. Clair, & Mercer, 2005 ; Lesmerises, Dussault, & St-Laurent, 2012 ; Ahmadi, Lopez-Bao, & Kaboli, 2014 ; Bassi et al., 2015 ; Benson, Mahoney, & Patterson, 2015 ; Benson, Mills, & Patterson, 2015 ; Muhly et al., 2019 ; Carricondo-Sanchez et al., 2020). Néanmoins, la plupart des études n'ont considéré que les zones peu peuplées, tout simplement parce que ces zones ont été les premières à être recolonisées par les loups (Massolo & Meriggi, 1998 ; Theuerkauf et al., 2003 ; Jezdrzejewski et al., 2008 ; Eggermann et al., 2011 ; Llaneza, Lopez-Bao, & Sazatornil, 2012 ; Ahmadi, Lopez-Bao, & Kaboli, 2014 ; Carricondo-Sanchez et al., 2020 ; Fernandez-Gil et al., 2020). En conséquence, les modèles résultants mettaient l'accent sur les facteurs naturels, comme le couvert forestier, comme le prédicteur le plus important de la présence de loups ou de leur implantation future. Au contraire, Avgar, Betini, & Fryxell (2020) ont montré que la sélection de l'habitat dépend fortement du contexte, de la disponibilité des proies et de la densité des consommateurs, ce qui suggère que des facteurs non humains peuvent agir comme principaux moteurs de la présence des loups.

Cependant, plusieurs études ont montré que les loups peuvent survivre dans des paysages dominés par l'homme (Theuerkauf et al., 2003 ; Chavez & Gese, 2006 ; Blanco & Cortes, 2007 ; Eggermann et al., 2011 ; Llaneza, Lopez-Bao, & Sazatornil, 2012 ; Ahmadi, Lopez-Bao, & Kaboli, 2014 ; Kuijper et al., 2016) ou même en tirer profit (Kittle et al., 2017 ; Muhly et al., 2019), plus probablement grâce à une grande plasticité écologique et comportementale et à la capacité de faire face aux risques de mortalité dus à la proximité humaine (Newton et

al., 2017). Au contraire, il a été observé que les loups ont tendance à éviter les humains et leurs activités (Ordiz et al., 2011 ; Benson, Mills, & Patterson, 2015 ; Kaartinen, Antikainen, & Kojola, 2015 ; Sazatornil et al., 2016 ; Filla et al., 2017), montrant une sélection positive uniquement lorsqu'un gain substantiel est disponible (Newsome et al., 2015 ; Kittle et al., 2017). Les loups n'exploitent en effet les caractéristiques anthropiques que lorsque le risque de mortalité lié à la présence humaine devient un bruit de fond et que l'environnement humain devient favorable du point de vue des opportunités d'alimentation (Muhly et al., 2019).

Face à cette situation qui évolue rapidement et en raison de l'expansion continue de cette espèce en Europe, il est actuellement nécessaire d'accroître les connaissances sur la présence des loups et le choix des sites dans les contextes anthropiques afin d'améliorer l'efficacité de la conservation et de la gestion de cette espèce.

Pour étudier cette question, nous avons examiné la proximité des meutes de loups par rapport aux agglomérations urbaines afin de vérifier si les loups évitent toujours activement les perturbations humaines en s'installant aussi loin que possible des agglomérations urbaines ou si, au contraire, les loups augmentent leur tolérance envers les humains et s'installent sans éviter les villes.

Nous avons utilisé des données sur la distribution des meutes dans une région densément peuplée de loups en Europe, la Toscane (Italie centrale), qui présente une population de loups étendue et suivie sur le long terme ainsi que trois environnements bien caractérisés (montagne, colline et plaine) différant à la fois par l'ampleur de la présence humaine et la disponibilité des habitats naturels. Pour tester l'hypothèse selon laquelle les loups évitent les zones à forte densité urbaine, nous avons formulé les prédictions suivantes :

1. la distribution des meutes serait inégalement répartie entre les trois macro-environnements présents dans la région, suivant la densité des établissements urbains qui sont moins abondants en montagne et plus abondants en plaine ; de plus, le **processus de recolonisation serait graduel**, des environnements les moins habités par l'homme vers les plus dominés par l'homme ;
2. les meutes ne seraient pas distribuées de manière aléatoire par rapport aux établissements urbains, car elles préfèrent occuper des emplacements aussi éloignés que possible de l'homme.

Pour tester l'hypothèse selon laquelle la distribution des meutes est contrainte à la fois par la présence humaine et par la compétition intra-spécifique pour la disponibilité spatiale, nous avons prédit que :

3. la distance des meutes par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche serait contrainte vers des valeurs stables par une densité de loups plus élevée (c'est-à-dire à travers le processus de recolonisation) et par des facteurs environnementaux et humains (c'est-à-dire à travers les trois aires altitudinales).

## MATERIELS ET METHODES

### Zone d'étude

La Toscane est une région d'Italie centrale (Lat. 43° 250 N ; Long. 11° 000 E) qui s'étend sur 18 513 km<sup>2</sup> en excluant les îles (où le loup est absent).

Les habitats de la Toscane vont de la montagne à la Méditerranée, puisque son altitude par rapport au niveau de la mer varie de 0 à 2054 m. Les forêts sont principalement composées de hêtres *Fagus sylvatica* et de sapins blancs *Abies alba* en altitude, suivis de chênes à feuilles caduques *Quercus* sp. et de châtaigniers *Castanea sativa*, et de forêts méditerranéennes caractérisées par le chêne vert *Quercus ilex* et le pin domestique *Pinus pinea*. Au total, les bois occupent près de 9000 km<sup>2</sup> et augmentent progressivement en raison de l'abandon par les agriculteurs de vastes zones autrefois cultivées. Environ 52% du territoire est occupé par des forêts et des milieux semi-naturels, 38% par des zones agricoles, 9% par des zones à dominante humaine et 1% par des plans d'eau et des zones humides (Région Toscane, 2022). Les zones protégées couvrent près de 10% du territoire régional, pour une superficie totale de 2 270 km<sup>2</sup>. L'activité humaine, ainsi que le réseau routier dense (292 km/100 km<sup>2</sup>), sont répandus sur l'ensemble du territoire avec une concentration urbaine plus importante le long de la vallée de l'Arno. La densité humaine moyenne de la zone d'étude est de 181 habitants/km<sup>2</sup> et plus précisément de 15 habitants/km<sup>2</sup> dans les zones de montagne, 59 habitants/km<sup>2</sup> dans les zones de colline et 328 habitants/km<sup>2</sup> dans les zones de plaine (Région Toscane, 2022).

L'agriculture et l'élevage sont toujours pertinents pour l'économie de la région, l'élevage en liberté est pratiqué, avec 401 151 moutons et 20 165 chèvres élevés dans la région (Berzi, 2018).

Les loups ne se sont jamais éteints en Toscane. Même pendant leur distribution historique minimale dans les années 1970, des loups ont été signalés le long de la côte Tyrrénienne sur les collines métallifères (entre les provinces de Pise, Livourne et Grosseto) et le long de l'Apennin dans les régions du Casentino et du Mugello (partie la plus septentrionale de la province d'Arezzo et Florence) et dans une très petite zone de la province de Massa Carrara (Cagnolaro et al., 1974). Boitani & Ciucci (1996) ont confirmé la présence de loups dans ces zones, avec une extension aux territoires voisins, qui comprenaient une grande partie de la chaîne des Apennins et la province de Grosseto. Des enquêtes ultérieures (Gazzola & Viviani, 2006 ; Apollonio, 2013, 2014, 2015, 2016) ont suivi les loups dans cette région depuis 2005. Au cours de cette période, la distribution des loups a augmenté, passant des montagnes aux zones de collines et de plaines (Fig. 1), la présence de loups ayant été signalée dans 29 et 220 municipalités en 1974 et 2016, respectivement.

### Collecte des données

Nous avons identifié les emplacements des meutes de loups lors d'une enquête menée entre 2014 et 2016 dans toute la région, au moyen d'une approche à méthodes multiples (comme le recommandent notamment Duchamp et al., 2011 et Ausband et al., 2014).

Nous avons utilisé une combinaison de piégeage par caméra (Canu et al., 2017 ; Mattioli et al., 2018), d'enregistrement des hurlements des loups et d'analyse des sonagrammes (Gazzola

et al., 2002 ; Passilongo et al., 2015 ; Palacios et al., 2016) ; d'observation directe et de filmage, en profitant d'une connaissance préalable des habitudes spatiales de la plupart des meutes et d'un réseau de collaborateurs locaux (c'est-à-dire des chasseurs, des bergers et d'autres bénévoles). Chaque meute connue les années précédentes ou signalée par le réseau de science citoyenne a été investiguée en utilisant les techniques mentionnées ci-dessus, afin de s'assurer de la présence et de la localisation actuelle du couple territorial et de la présence de la progéniture (Tableau S1).

Le piégeage par caméra a été effectué tout au long de l'année afin de détecter la présence de loups dans des endroits sélectionnés de manière opportuniste et de vérifier la reproduction éventuelle. Les paires territoriales ont été reconnues par l'observation des comportements de marquage (Llaneza, Garcia, & Lopez-Bao, 2014). En cas d'incertitudes sur l'identité de la meute, cette approche a été intégrée par des analyses génétiques grâce à l'échantillonnage des loups morts collectés (Scandura, Iacolina, & Apollonio, 2011 ; Canu et al., 2017). Une description détaillée de la méthodologie de piégeage par caméra et de la reconnaissance individuelle des loups est rapportée dans Canu et al. (2017) et Mattioli et al. (2018).

Des enquêtes sur les hurlements de loups ont été menées chaque année de juin à octobre, en se concentrant sur les sites de rendez-vous de la meute connue ou supposée (grâce aux connaissances préalables du groupe de collaboration), selon la méthodologie décrite par Gazzola et al. (2002) et Passilongo et al. (2010). Pour distinguer les différentes meutes sur la base des réponses aux hurlements, nous avons adopté les critères décrits par Apollonio et al. (2004). Les hurlements des loups ont fourni des informations sur la reproduction de la meute par l'analyse sonographique des hurlements de chœur (Passilongo et al., 2015 ; Palacios et al., 2016).

Nous avons considéré comme « meute » chaque unité sociale constituée par, au moins, un couple territorial. Lorsque la reproduction a été confirmée, nous avons identifié la localisation de la meute avec le site de rendez-vous, qui coïncidait approximativement avec le site où les louveteaux ont été détectés (c'est-à-dire le site de piégeage par caméra où ils ont été filmés ou le site où ils ont émis le hurlement de chœur enregistré). Inversement, lorsque la reproduction n'a pas été vérifiée, nous avons considéré comme emplacement de la meute le site avec le nombre maximum de détections d'adultes (c'est-à-dire le site de piégeage par caméra où une certaine meute a été filmée plus de fois).

Pour analyser les différences de distribution des loups dans les zones recolonisées au cours de différentes périodes, nous avons attribué chaque emplacement de meute à une étape de recolonisation de la population de loups de Toscane, en utilisant les données d'occupation au niveau municipal en 1972 (Cagnolaro et al., 1974), 1996 (Boitani & Ciucci, 1996) et 2006 (Gazzola & Viviani, 2006). Ces données historiques d'occupation étaient basées sur des enregistrements de présence de loups rapportés par les citoyens et les parties prenantes. Ce n'est que dans le cas de l'enquête de 2006 que l'occupation du territoire par les loups a été vérifiée au moyen du hurlement des loups, du pistage dans la neige et d'analyses génétiques (Gazzola & Viviani, 2006). De manière analogue à notre approche, ces méthodes n'ont été utilisées que pour vérifier la présence de loups là où elle avait été signalée par le réseau de science citoyenne. Ainsi, la fiabilité et la précision plus élevées des méthodes plus modernes ont rendu les résultats de 2006 (Gazzola & Viviani, 2006) et 2016 (cette étude) plus

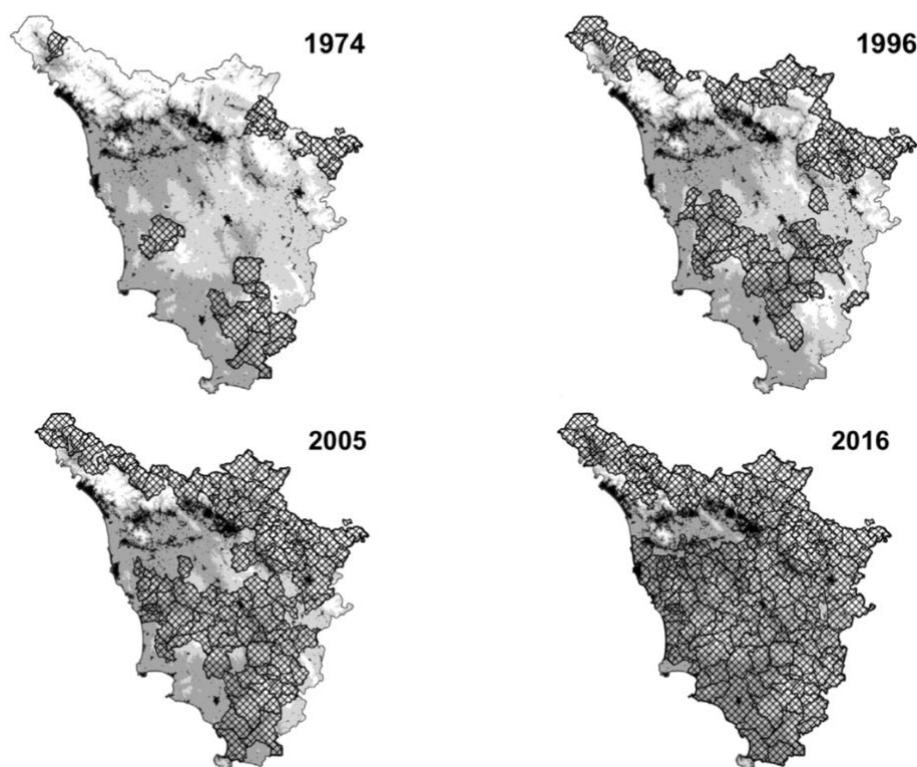
conservateurs que les enquêtes précédentes. En fonction de la commune dans laquelle se trouvait chaque emplacement de meute, nous avons attribué à chaque meute l'année de référence du plus ancien enregistrement d'occupation de sa commune. L'année de notre suivi (2016) a ensuite été attribuée aux meutes situées dans des zones non signalées précédemment comme occupées par des loups (recolonisation récente).

### Analyse des données

Suivant nos prédictions, les analyses ont été effectuées par une approche en trois étapes.

#### Distribution des meutes observées

Dans la première étape, nous avons cherché à évaluer la distribution de la meute parmi trois macro-habitats (avec une présence différente d'établissements urbains ; Tableau S2) définis au niveau municipal par des gammes altitudinales (montagne, colline et plaine) en comparant par un test de chi carré la fréquence observée des emplacements de meute dans chaque habitat, par rapport à une distribution de fréquence proportionnelle à la disponibilité de l'habitat en Toscane. Nous avons considéré comme zone montagneuse les chaînes de montagnes supérieures à 600 m d'altitude, comme collines celles situées entre 200 et 600 m d'altitude, et comme plaine celles inférieures à 200 m d'altitude. **Les montagnes couvrent 19% de la région, tandis que les collines et les plaines en couvrent 46% et 35%, respectivement** (Région Toscane, 2022). Nous avons ensuite assigné chaque emplacement de meute observé à sa gamme altitudinale. Cette procédure a été effectuée à la fois sur l'ensemble des emplacements de meute et séparément pour chaque étape de recolonisation. La surface disponible pour chaque étape de recolonisation a été calculée en soustrayant la surface avec la présence stable de loups des étapes précédentes de celle de la région entière (Fig. 1).



**Figure 1.** Présence du loup en Toscane en fonction de la commune, entre 1974 et 2016. En blanc les montagnes, en gris clair les collines, et en gris la plaine. Les points noirs représentent les agglomérations urbaines, tandis que la grille noire indique les communes occupées par les loups au cours de l'année de référence

## Effet des agglomérations urbaines sur la localisation des meutes

Dans un deuxième temps, nous avons testé si la distribution des emplacements de meute était affectée par la distance aux agglomérations urbaines en comparant les emplacements de meute observés avec ceux générés aléatoirement. Nous avons utilisé un logiciel SIG (QGIS 3.10 A CORUNA) pour générer 240 points aléatoires (dorénavant les emplacements des meutes de contrôle) répartis dans les gammes altitudinales dans les mêmes proportions que les emplacements des meutes observées. Le nombre optimal de points de contrôle a été défini comme le nombre de points nécessaires pour stabiliser la variance de la distance par rapport aux établissements urbains. Cette valeur a été trouvée par une inspection visuelle d'un graphique linéaire reliant la variance de la distance au nombre d'emplacements considérés. Nous avons classé chaque emplacement de meute témoin en fonction de la gamme altitudinale et des zones d'étape de recolonisation, comme déjà décrit pour l'emplacement de la meute observée. Nous avons ensuite généré la variable « présence », en supposant 0 et 1 dans les emplacements des meutes témoins et observées, respectivement. La « présence » a été considérée comme la variable de réponse d'un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une fonction de lien Logit et les prédicteurs décrits dans le Tableau 1 (voir Tableau S5 pour leur moyenne et leur erreur standard dans les meutes observées et témoins).

**Tableau 1.** Acronymes et description des variables prédictives

Name	Description
Distance from the nearest urban settlement (dU)	The distance (m) from the nearest urban settlement of any size. We considered as urban settlement any cluster of houses with a number of residents equal or greater than that of the smallest municipality in Tuscany (65 inhabitants)
Distance from the nearest large urban settlement (dLU)	The distance (m) from the nearest large urban settlement. We considered as large urban settlements the biggest urban areas that together accounted for 60% of region inhabitants (ISTAT, 2017). The smallest settlement of this category had 5046 inhabitants (ISTAT, 2017)
Altitude (A)	The altitude (m a.s.l.) of the pack location
Altitudinal range (Ar)	The altitudinal range (categorical): mountains (>600 m a.s.l.), hills (>200 m and <600 m a.s.l.) and plain (<200 m a.s.l.)
Recolonization step (Cs)	The reference year (1972, 1996, 2006 or 2016) of the earliest record of occupancy, based on the municipality the pack was located in
Inhabitants of the nearest urban settlement (pU)	The number of inhabitants of the nearest urban settlement of any size
Inhabitants of the nearest large urban settlement (pLU)	The number of inhabitants of the nearest large urban settlement
Surface of the nearest urban settlement (SU)	The surface (km <sup>2</sup> ) covered by the nearest urban settlement of any size
Surface of the nearest large urban settlement (SLU)	The surface (km <sup>2</sup> ) covered by the nearest large urban settlement
Human density of the nearest urban settlement (DpU)	The density of inhabitants (inhabitants/km <sup>2</sup> ) of the nearest urban settlement of any size
Human density of the nearest large urban settlement (DpLU)	The density of inhabitants (inhabitants/km <sup>2</sup> ) of the nearest large urban settlement

All variables were obtained from the spatial layers freely available at <https://www.regione.toscana.it/-/geoscopio>.

La colinéarité de toutes ces variables indépendantes a été testée. Tout d'abord, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Pearson entre toutes les paires possibles au sein des variables prédicteurs considérées (Zuur, Ieno, & Smith, 2007). Nous avons considéré comme des corrélations non négligeables celles dont le coefficient  $r$  était supérieur à 0,6 ou inférieur à -0,6 (Zuur et al., 2009a). La surface couverte par l'établissement urbain le plus proche était colinéaire avec son nombre d'habitants (pour les établissements urbains de toute taille et les grands établissements). La surface de l'agglomération ayant une signification et un score plus faibles dans un classement Random Forest (fonction varImpPlot du package R « randomForest »), nous avons retenu comme prédicteurs le nombre d'habitants de l'agglomération la plus proche, quelle que soit sa taille, et celui de l'agglomération la plus importante la plus proche.

Ensuite, une fois les variables les moins significatives éliminées, nous avons recalculé le coefficient de corrélation de Person et répété ce processus jusqu'à ce qu'il ne reste plus de paires corrélées résiduelles. Par la suite, nous avons effectué un test de multicollinéarité en utilisant la fonction `corvif` du paquet « AED » (Zuur et al., 2009b) du logiciel R pour confirmer l'absence de multicollinéarité entre les variables restantes. Toutes les valeurs VIF étaient inférieures à trois (voir le chapitre 26 de Zuur, Ieno, & Smith, 2007), ce qui indique qu'il n'y avait pas de multicollinéarité dans les variables testées. Toutes les variables résiduelles ont été saisies en tant que prédicteurs dans les modèles pas à pas GLM avec la procédure d'élimination en amont. Différents modèles ont été évalués en combinant des prédicteurs non liés de toutes les manières additives et multiplicatives (interactions). Le meilleur modèle a ensuite été sélectionné selon le critère d'information d'Akaike (Burnham & Anderson, 2004 ; AIC ; Burnham, Anderson, & Huyvaert, 2011). Nous avons évalué l'importance relative de chaque prédicteur inclus dans le meilleur modèle en calculant les poids d'Akaike de tous les modèles dont l'AIC différait de moins de deux points du meilleur modèle (Burnham & Anderson, 2004 ; Symonds & Moussalli, 2011). Afin d'éviter les problèmes liés au calcul de la moyenne des modèles (voir Banner & Higgs, 2017 ; Dormann et al., 2018), seuls les résultats du meilleur modèle ont été discutés. Cette approche était particulièrement appropriée dans cette analyse puisque notre objectif principal était de décrire l'effet possible des implantations urbaines sur les emplacements observés des meutes et non de prédire leur distribution. Néanmoins, nous avons tout de même effectué une analyse de la moyenne des modèles et inclus les résultats en annexe (Tableau S6).

### **Contraintes de la variabilité de la distance de l'emplacement de la meute par rapport aux agglomérations urbaines**

Les limites du libre choix de l'emplacement des meutes ont été testées par une comparaison de la variabilité de la distance par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche. Nous avons évalué si le coefficient de variation (CV) différait de manière significative entre les quatre étapes de recolonisation (en tant qu'indicateurs du nombre de loups et de leur densité régionale) et les trois gammes altitudinales (en tant qu'exemples de trois densités humaines différentes). Nous avons calculé les CV par bootstrapping (avec 100 rééchantillonnages) en utilisant le paquet `Boot` (Canty & Ripley, 2014) dans R. Les moyennes estimées ont ensuite été comparées par ANOVA et le test post hoc de Tukey de différence significative honnête (R Core Team, 2022) pour trouver les différences réelles entre les groupes appariés.

## **RESULTATS**

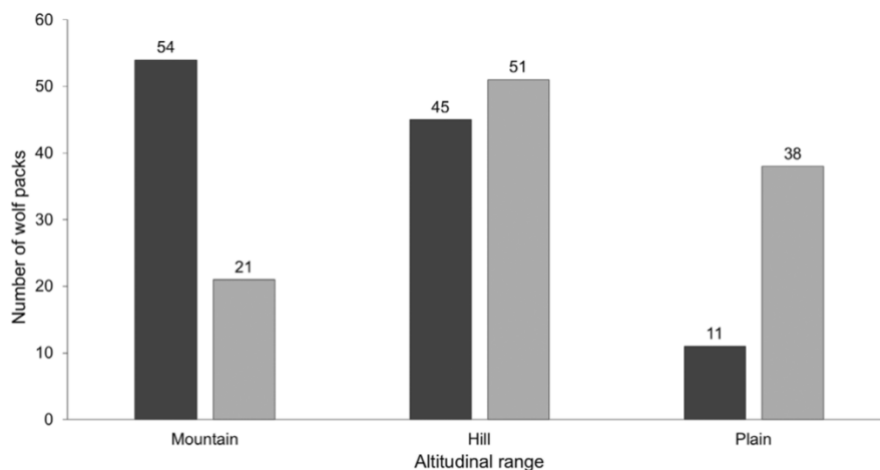
### **Distribution des meutes observées**

Au cours du suivi réalisé entre 2014 et 2016, 110 localisations de meute ont été identifiées. La distribution des emplacements de meute dans les trois gammes altitudinales n'était pas proportionnelle à leur disponibilité ( $\chi^2 = 71,747$  ;  $P < 0,001$ ) montrant une préférence pour les montagnes, où 54 emplacements de meute ont été observés contre 21 attendus. Sur les collines, 45 emplacements de meute ont été observés contre 51 attendus. Enfin, dans la plaine, nous avons observé 11 emplacements de meute au lieu des 38 attendus (Fig. 2). En conséquence, dans les différentes zones d'étapes de recolonisation, le nombre de meutes pour chaque zone diffère significativement des attentes (Tableau S4). Le nombre de meutes en montagne était toujours plus élevé que prévu, alors que celui de la plaine était toujours



plus faible que prévu. Inversement, le nombre de meutes dans la zone de collines jusqu'en 1996 était inférieur aux prévisions, alors qu'après 1996, il était supérieur aux prévisions.

En ce qui concerne le processus de recolonisation, les meutes avaient initialement tendance à occuper les montagnes et les collines et ont ensuite commencé à occuper les plaines (Tableau S4).



**Figure 2.** Nombre de meutes de loups dans les trois gammes altitudinales. Les barres noires et grises représentent le nombre de meutes de loups observées et attendues dans chaque chaîne altitudinale, respectivement. La distribution des emplacements de meutes observées dans les trois chaînes altitudinales diffère significativement de celle attendue ( $\chi^2 = 71,747$  ; valeur  $P < 0,001$ )

### Effet des implantations urbaines sur la localisation des meutes

Le meilleur GLM logistique expliquant la probabilité de « présence » inclut comme prédicteurs : (1) la distance de l'agglomération la plus proche, quelle que soit sa taille, (2) le nombre d'habitants de l'agglomération la plus proche, quelle que soit sa taille, et (3) celui de l'agglomération la plus importante la plus proche, (4) l'altitude et (5) l'interaction entre l'altitude et la distance de l'agglomération la plus proche, quelle que soit sa taille (Tableau 2). En considérant l'ensemble des modèles avec  $\Delta AIC < 2$  (Tableau 2), le poids d'Akaike des prédicteurs sélectionnés était en moyenne de 1, 1, 0,72, 0,78 et 1, respectivement (Tableau 3). À l'inverse, les prédicteurs non inclus dans le meilleur modèle avaient des poids beaucoup plus faibles : 0,30, 0,62 et 0,62 pour la distance du grand établissement le plus proche, la densité de population de l'établissement le plus proche, quelle que soit sa taille, et celle du grand établissement le plus proche, respectivement. Les effets décrits par le meilleur modèle étaient cohérents avec le résultat de la moyenne des modèles (Tableau 3, Tableau S6).

La probabilité de présence d'une meute était affectée positivement par l'augmentation de la distance par rapport aux établissements humains et par l'augmentation de l'altitude, tandis que le nombre d'habitants de l'établissement urbain le plus proche avait un effet négatif (Tableau 3). L'intensité de l'effet de la distance de l'établissement urbain le plus proche était plus faible dans les collines par rapport à la montagne et à la plaine.

Les meutes de loups étaient situées à une distance moyenne de  $2590 \pm 128$  m (erreur standard moyenne) et de  $1961 \pm 103$  m des établissements urbains de toute taille, pour les emplacements des meutes observées et des meutes témoins, respectivement. De même, les meutes observées étaient situées à une distance moyenne de  $10913 \pm 598$  m des grandes

agglomérations, alors que les points de contrôle étaient à  $9802 \pm 442$  m de celles-ci (Fig. S1 et Tableau S5). Les meutes observées étaient situées à proximité d'agglomérations comptant 565 85 habitants, tandis que les points de contrôle étaient situés à proximité d'agglomérations comptant  $14492 \pm 5352$  habitants. 93% des meutes étaient situées à moins de 5 km des agglomérations urbaines, quelle que soit leur taille. Quant aux grandes agglomérations urbaines, 18% des meutes observées étaient situées à moins de 5 km d'elles (Fig. 3).

**Tableau 2.** Inférence multimodèle des modèles linéaires généralisés logistiques sur la localisation des meutes de loups

Model	d.f.	R <sup>2</sup>	loglik	AIC	ΔAIC	weight
Presence = dU + A + pU + pLU + dU:Ar	7	0.11	197.758	409.52	0.00	0.097
Presence = dU + A + pU + pLU + DpLU+dU:Ar	8	0.11	196.812	409.63	0.11	0.092
Presence = dU + A + pU + pLU + DpU + DpLU+dU:Ar	9	0.12	196.039	410.08	0.56	0.073
Presence = dU + pU + pLU + dU:Ar	6	0.10	-99.060	410.12	0.60	0.072
Presence = dU + dLU + A + pU + DpLU+dU:Ar	8	0.11	197.096	410.20	0.68	0.069
Presence = dU + A + pU + pLU + DpU + dU:Ar	8	0.11	-197.123	410.25	0.73	0.067
Presence = dU + A + pU + DpLU+dU:Ar	7	0.11	-198.143	410.29	0.77	0.066
Presence = dU + dLU + A + pU + pLU + DpLU+dU:Ar	9	0.12	-196.184	410.37	0.85	0.063
Presence = dU + pU + pLU + DpU + dU:Ar	7	0.11	-198.213	410.43	0.91	0.061
Presence = dU + dLU + A + pU + DpU + DpLU+dU:Ar	9	0.12	-196.234	410.47	0.95	0.06
Presence = dU + dLU + A + pU + pLU + DpU + DpLU+dU:Ar	10	0.12	-195.274	410.55	1.03	0.058
Presence = dU + A + pU + DpU + DpLU+dU:Ar	8	0.11	-197.476	410.96	1.44	0.047
Presence = dU + dLU + A + pU + pLU + dU:Ar	8	0.11	-197.489	410.98	1.46	0.047
Presence = dU + pU + pLU + DpU + DpLU+dU:Ar	8	0.11	-197.554	411.11	1.59	0.044
Presence = dU + pU + pLU + DpLU+dU:Ar	7	0.10	-198.562	411.13	1.61	0.043
Presence = dU + A + pU + dU:Ar	6	0.10	-199.586	411.18	1.66	0.042

dU = distance entre la meute et l'agglomération la plus proche ; dLU = distance entre la meute et la grande agglomération la plus proche ; pU = nombre d'habitants de l'agglomération la plus proche ; pLU = nombre d'habitants de la grande agglomération la plus proche ; A = altitude de la meute ; DpU = densité de population de l'agglomération la plus proche ; DpLU = densité de population de la grande agglomération urbaine la plus proche ; Ar = amplitude altitudinale (pour plus de détails sur chaque prédicteur, voir le Tableau 1) ; df = degrés de liberté ; R<sup>2</sup> = coefficient de détermination, la proportion de la variabilité de la variable dépendante prévisible par le modèle ; loglik = vraisemblance logarithmique ; AIC = critère d'information d'Akaike ; ΔAIC = différence entre les valeurs AIC pour deux modèles imbriqués ; weight = poids d'Akaike

**Tableau 3.** Résultats du meilleur modèle linéaire généralisé logistique sur la localisation des meutes de loups

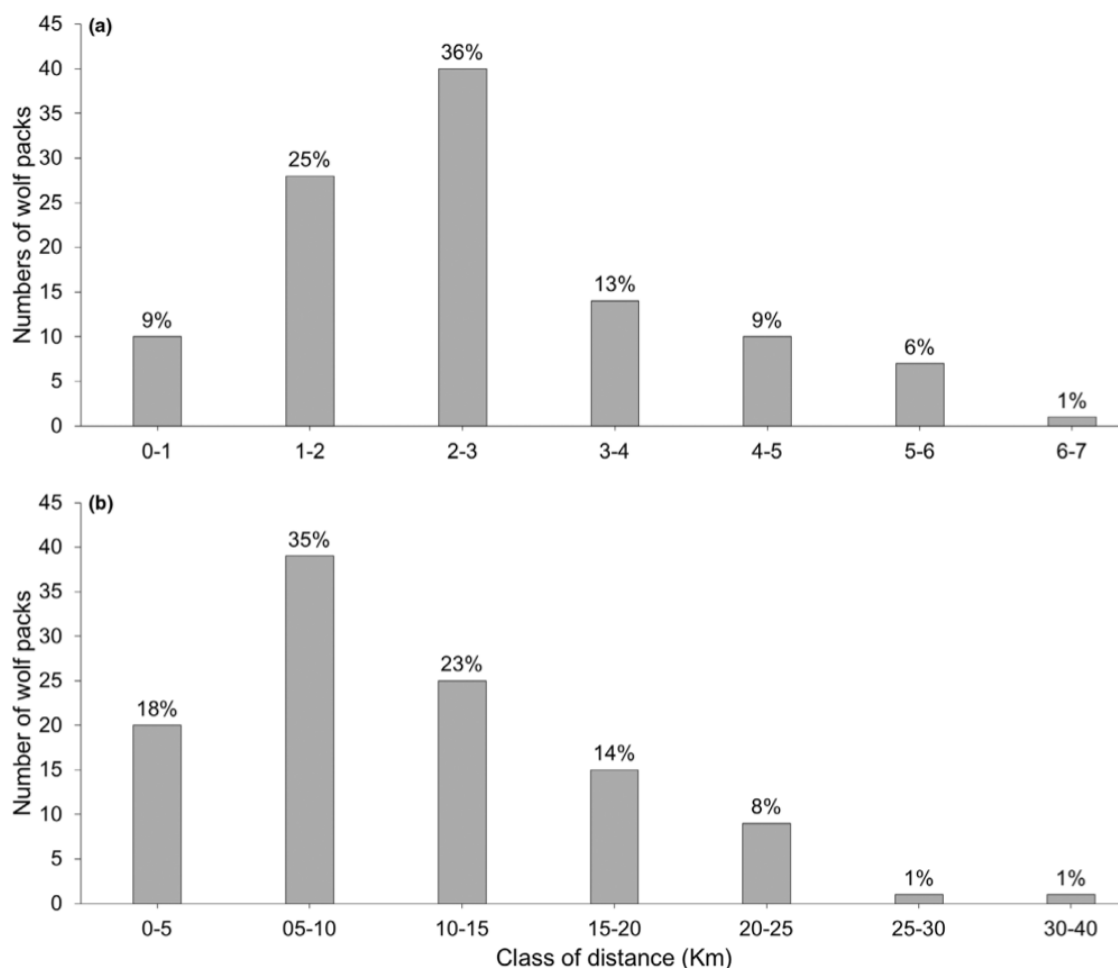
Predictor	Coefficient estimate	Akaike weight	se	z	P
(Intercept)	-1.687		0.383	-4.403	<0.001
dU	0.0004	1.00	0.0001	3.840	<0.001
pU	-0.0003	1.00	0.0001	-2.302	0.021
pLU	0.000002	0.72	0.0000009	1.888	0.059
A	0.0009	0.78	0.0005	1.612	0.107
dU:Ar (Hill vs. Mountain)	-0.0003	1.00	0.0001	-2.362	0.018
(Hill vs. Plain)	-0.0003		0.0001	-2.005	0.044

dU = distance entre la meute de loups et l'agglomération urbaine la plus proche ; pU = nombre d'habitants de l'agglomération urbaine la plus proche ; pLU = nombre d'habitants de la grande agglomération urbaine la plus proche ; A = altitude de la meute ; Ar = distance altitudinale (pour plus de détails sur chaque prédicteur, voir le Tableau 1) ; Coefficient estimé = coefficient b estimé du prédicteur dans le meilleur modèle ; poids Akaike = poids Akaike moyen de chaque prédicteur parmi les modèles avec ΔAIC <2 (Tableau 2) ; se = erreur standard du coefficient estimé ; z = rapport z ; P = valeur P-

### Contraintes de la variabilité de la distance de l'emplacement de la meute par rapport aux établissements urbains

La variabilité de la distance par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche était significativement plus faible dans les zones recolonisées récemment (2016) par rapport à celles recolonisées les années précédentes ( $F = 138,6$  ; d.f. = 3/396 ;  $P < 0,001$  ; Fig. 4a et Tableau S7).

La comparaison du CV entre les trois macro-habitats (identifiés par les trois gammes altitudinales) a montré une différence statistiquement significative ( $F = 23,61$  ; d.f. = 2/297 ;  $P < 0,001$ ), la distance de l'établissement urbain le plus proche étant significativement moins variable dans les montagnes que dans les gammes de collines et de plaines de la Région (Fig. 4b et Tableau S7).



**Figure 3.** Nombre de meutes de loups par classe de distance, (a) à partir de l'agglomération urbaine la plus proche, quelle que soit sa taille ; (b) à partir de la grande agglomération urbaine la plus proche

## DISCUSSION

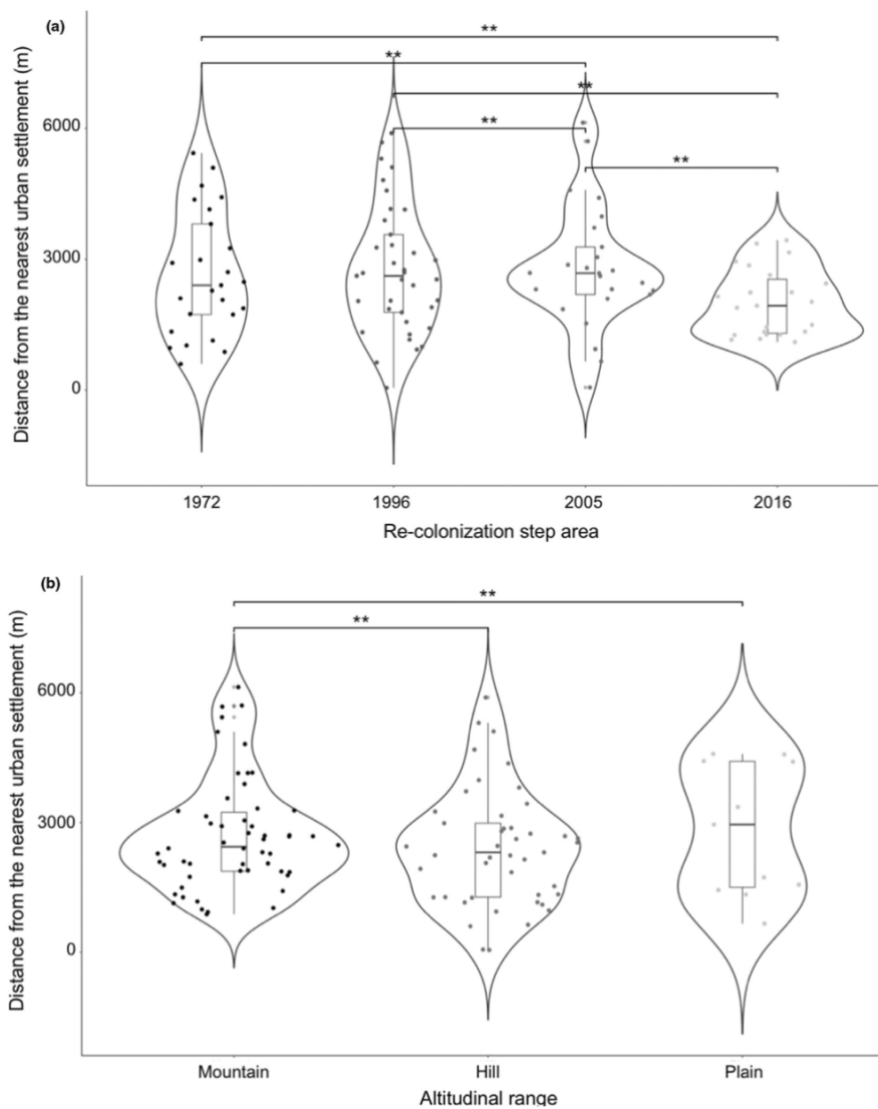
Les loups ont préféré les **montagnes** et ont eu tendance à éviter les plaines au cours de toutes les étapes de la recolonisation, tandis que les collines ont été évitées lors de la première étape de la recolonisation et sélectionnées lors des étapes ultérieures. La proximité d'un établissement urbain et le nombre de ses habitants réduisaient la probabilité de localisation d'une meute de loups. La distance des loups par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche était moins variable dans les zones plus récemment recolonisées, où la densité des meutes était la plus élevée, et il en était de même en montagne par rapport aux plaines et aux collines.

### Distribution des emplacements de meute observés

Les résultats sont conformes à notre première prédiction. Les zones montagneuses étaient plus occupées par les meutes de loups que les zones de plaine, bien que leur disponibilité ait été plus faible lors des quatre étapes de recolonisation. De plus, le développement de la

recolonisation suggère que les loups **préfèrent** les montagnes et, une fois ces dernières majoritairement occupées, commencent à se localiser également à des altitudes plus basses. Il est intéressant de noter que cet effet a concerné les zones de collines jusqu'en 1996, puis, au fur et à mesure que la densité des meutes augmentait, il a commencé à se propager dans les plaines également. Ce phénomène a probablement été médié par un déséquilibre densité-dépendant, les jeunes loups étant forcés de se déplacer vers des zones de plus basse altitude, plus anthropisées, afin d'établir de nouveaux territoires. Le fait que l'occupation des plaines soit plus faible que prévu (particulièrement évident lors des premières étapes de la recolonisation) peut être attribué à des processus ascendants et/ou descendants. Les faibles densités de proies caractérisant les plaines dans les années 70-90 (Apollonio, Andersen, & Putman, 2010) pourraient en fait avoir limité l'expansion potentielle des loups. En outre, on peut s'attendre à ce que le potentiel de mortalité d'origine humaine qui entrave fortement le rétablissement des populations de loups (Quevedo et al., 2019) soit plus élevé dans les zones plus densément habitées par les humains (c'est-à-dire les plaines). **Néanmoins, la récente augmentation globale des communautés d'ongulés, même dans les environnements de basse altitude (Apollonio, Andersen, & Putman, 2010) et les taux de mortalité d'origine humaine n'étant aujourd'hui pas liés à la densité humaine en Toscane (Musto et al., 2021) peuvent suggérer que les plaines dominées par l'homme perdent progressivement leur effet limitant sur les populations de loups.**

La tendance à éviter les humains peut avoir retardé la recolonisation des paysages dominés par l'homme, ce qui a conduit de nombreux chercheurs à définir les habitats appropriés du loup uniquement comme des zones forestières à faible impact humain (Mladenoff et al., 1995 ; Massolo & Meriggi, 1998 ; Mladenoff & Sickley, 1998 ; Salvatori et al., 2002 ; Gehring & Potter, 2005 ; Potvin et al., 2005 ; Włodzimierz Jezdrzejewski et al., 2005 ; Karlsson & Sjöström, 2007 ; Jezdrzejewski et al., 2008 ; Ahmadi, Lopez-Bao, & Kaboli, 2014), où ils étaient en fait confinés en tant que **réfugiés écologiques** (Kerley, Kowalczyk, & Croomsigt, 2012). **Au contraire, nos données montrent qu'après 1996, les loups étaient de plus en plus présents dans les milieux anthropisés (Tableau S3), qui peuvent donc être considérés comme des habitats propices à la présence des loups.** Il est intéressant de noter que ces résultats décrivent la distribution réelle des **meutes stables** (c'est-à-dire des unités sociales composées d'au moins deux individus possédant et défendant un territoire) par rapport à la présence humaine. Comme notre approche analytique n'a pas fait de distinction entre les meutes avec et sans reproduction avérée, des études supplémentaires sont nécessaires pour examiner les différences possibles dans les modèles de sélection des ressources entre les meutes reproductrices et non reproductrices. Nous sommes également conscients que nos résultats ont pu être influencés par le fait que nous n'avons pas pris en compte les changements de densité humaine entre 1972 et 2016. Néanmoins, durant cette période, la densité humaine a légèrement augmenté dans les plaines mais a diminué dans les montagnes (Reynaud et al., 2020). Cela peut non seulement représenter une explication supplémentaire à la recolonisation rapide des montagnes, mais aussi souligner que les loups se sont développés dans les environnements de plaine dominés par l'homme lorsque la densité humaine augmentait. Comme la sélection de l'habitat dépend de la densité de consommateurs et/ou de la disponibilité des ressources (Avgar, Betini, & Fryxell, 2020), l'approche du sanglier dans les zones urbaines (Cahill, Llimona, & Gracia, 2003 ; Podgorski et al., 2013 ; Stillfried et al., 2017 ; Banti et al., 2021) peut avoir favorisé l'expansion du loup dans ces zones, cette espèce étant la principale proie de la région (Bassi et al., 2012, 2017).



**Figure 4.** Représentation graphique en violon des distances entre les meutes de loups et l'agglomération urbaine la plus proche en considérant : (a) les quatre étapes de recolonisation et (b) les trois gammes altitudinales. \*\*Les coefficients de variation des deux distributions sont significativement différents, avec une valeur  $P < 0,05$

### Effet des implantations urbaines sur la localisation des meutes

Parmi les meutes de loups identifiées en 2016, 70% comprenaient au moins une petite et 18% au moins une grande agglomération urbaine, respectivement, dans un rayon de 5 km, soit le rayon d'un domaine vital hypothétique de 85-110 km<sup>2</sup> (Ciucci et al., 1997 ; Corsi, Dupre, & Boitani, 1999 ; Apollonio et al., 2004 ; Mattioli et al., 2018).

Bien que nos points de contrôle n'étaient pas des absences avérées, mais plutôt des présences non détectées, les distances des emplacements des meutes observées par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche différaient significativement du contrôle, contrairement à Theuerkauf et al. (2003) mais en accord avec notre deuxième prédiction. La tendance des loups à se localiser plus loin de l'agglomération urbaine la plus proche par rapport aux points de contrôle est cohérente avec les études précédentes montrant que la distribution des infrastructures humaines affecte négativement la probabilité de localisation des meutes dans une certaine zone (Capitani et al., 2006 ; W. Jezdrzejewski et al., 2008 ; Bassi et al., 2015).

De plus, l'effet de la distance à l'agglomération urbaine la plus proche était plus léger dans le massif collinaire. Ceci est probablement le résultat de la présence de nombreux loups dans un environnement intensivement anthropisé avec une plus grande disponibilité de zones de refuge (petites parcelles boisées ou buissonnantes) que dans la plaine ; cependant, ils étaient très localisés dans un paysage parcellaire (Tableau S2). Ceci a pu contraindre le loup à s'installer là où se trouvaient ces conditions spécifiques, en se souciant peu de la présence humaine. En effet, la colline est la gamme où la densité humaine est relativement élevée (voir section 2.1 et Tableau S2), mais aussi la deuxième gamme d'altitude la plus occupée par les loups en ce qui concerne sa disponibilité (Fig. 2).

Le nombre d'habitants dans l'agglomération urbaine la plus proche a également influencé de manière significative le choix des loups quant à leur localisation, indiquant que les loups préféraient les périphéries des agglomérations urbaines à faible population (voir également le Tableau S5).

### **Contraintes de la variabilité de la distance de localisation des meutes par rapport aux agglomérations urbaines**

Comme prévu, la variabilité de la distance par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche diffère significativement à la fois entre les zones recolonisées à différentes périodes et entre les macro-habitats (c'est-à-dire les chaînes altitudinales). Entre 1972 et 2016, on a constaté une diminution progressive de la possibilité de choisir des emplacements appropriés en raison de l'augmentation de la densité des meutes. L'augmentation progressive de la surface occupée par les loups et donc du nombre de loups eux-mêmes au cours de la période considérée (Tableaux S2 et S3) confirme notre hypothèse. C'est-à-dire qu'à mesure que le nombre de loups augmente, la disponibilité de zones appropriées diminue, ce qui conduit les loups à sélectionner des zones sous-optimales. Contrairement à ce qui était prévu pour les trois gammes altitudinales, nous avons trouvé la plus faible variabilité de la distance par rapport à l'agglomération urbaine la plus proche dans la gamme de montagne, considérée comme le macro-habitat le plus approprié. Ceci est probablement dû à une plus grande densité de loups dans cette zone, qui était en fait plus occupée que prévu (Fig. 2). Ainsi, les meutes, qui doivent garder une distance de sécurité avec les humains, sont obligées de réorganiser leurs territoires pour faire face aux autres meutes et à la disponibilité des proies (sélection de l'habitat en fonction de la densité, comme expliqué par O'Neil et al., 2020).

## **CONCLUSIONS**

En conclusion, nous avons montré que les loups préféraient s'installer le plus loin possible de l'homme mais qu'ils occupaient des emplacements relativement proches des agglomérations urbaines dans une région densément habitée, susceptibles de faire face à la compétition spatiale intra-spécifique. Par conséquent, la présence des loups, même si elle est conditionnée par la présence de l'homme, s'étend dans les zones les plus anthropisées sans qu'un point de saturation soit prévu. Il est à noter que dans la plaine, nous n'avons trouvé que 10% du total des localisations de meutes observées ; une nouvelle expansion est donc probable face à l'augmentation des meutes de loups.

Karlsson & Sjöström (2007) ont montré comment les attitudes et les perceptions des loups variaient en fonction de la distance entre les loups et les personnes interrogées. L'impression

que les loups sont aujourd'hui plus proches des agglomérations urbaines que dans les années 1990 s'explique probablement aussi par la présence de plus en plus importante de meutes dans les zones de plaine, qui sont aussi les plus anthropisées. L'augmentation de la distribution des meutes et l'expansion de leur aire de répartition peuvent augmenter la possibilité de rencontres entre les loups et les humains ; par conséquent, cette proximité progressive entre les êtres humains et les loups, qui constitue déjà un enjeu majeur pour la conservation des grands carnivores, pourrait s'accroître avec le temps. Cela est vrai aussi bien en Toscane, où la présence du loup est omniprésente, que dans d'autres zones Européennes en voie de recolonisation rapide par le loup, car cette espèce est capable de vivre aussi bien dans des plaines densément peuplées que dans des montagnes presque abandonnées, ce qui confirme sa capacité d'adaptation (Muhly et al., 2019). Dans un tel contexte, une bonne gestion des conflits homme-loup est centrale pour assurer la conservation des loups et prévenir une nouvelle vague de persécution de l'espèce (Lute et al., 2018). Étant donné que les comportements humains favorisant les risques sont souvent la cause principale des conflits homme-prédateur (Penteriani et al., 2016), là où les loups se rétablissent après des décennies d'absence, il est nécessaire d'encourager un comportement approprié des citoyens, y compris une gestion adéquate des aliments possibles comme les ordures (Mohammadi et al., 2019) et les animaux domestiques (Bassi et al., 2021).