


# Le refuge comme principal vecteur d'habitat pour la présence du loup dans les milieux modifiés par l'homme

## Animal Conservation

ZSL  
LET'S WORK  
FOR WILDLIFE

Animal Conservation. Print ISSN 1367-9430

### Refuge as major habitat driver for wolf presence in human-modified landscapes

C. Grilo<sup>1,a</sup> , P. M. Lucas<sup>1,2,a</sup>, A. Fernández-Gil<sup>1</sup>, M. Seara<sup>3</sup>, G. Costa<sup>4,5</sup>, S. Roque<sup>3,4</sup>, H. Rio-Maior<sup>6,7</sup>, M. Nakamura<sup>6</sup>, F. Álvares<sup>6</sup>, F. Petrucci-Fonseca<sup>3,4</sup> & E. Revilla<sup>1</sup>

doi:10.1111/acv.12435

#### Résumé

Malgré le déclin marqué de la population et la contraction générale de l'aire de répartition, certaines populations de grands carnivores ont réussi à survivre dans des milieux modifiés par l'homme. Du point de vue de la conservation, il est important d'identifier les facteurs permettant cette coexistence, y compris les caractéristiques pertinentes de l'habitat associées à la présence de grands carnivores. Nous avons évalué le rôle de plusieurs facteurs environnementaux décrivant la qualité de l'habitat du loup *Canis lupus* dans la péninsule ibérique anthropisée, qui abrite actuellement une importante population de loups au niveau européen. Nous avons utilisé des approches à entropie maximale et à modèle linéaire généralisé (GLM) dans une conception d'échelle imbriquée pour identifier les facteurs environnementaux liés à la présence du loup à trois échelles de résolutions spatiales: (1) aire de répartition: présence de loup sur une résolution de grille 10 X 10 km, (2) utilisation de l'habitat du loup: présence de loup sur une grille de 2 X 2 km et (3) sites de reproduction: tanières et sites de rendez-vous: sur une grille de 1 X 1 km. La disponibilité de refuge, telle que définie par la topographie, semblait être le facteur clé déterminant la présence de loups aux multiples échelles analysées. En conséquence, les populations de loups peuvent coexister avec les humains dans des milieux modifiés, lorsque la topographie est complexe. Nous avons constaté qu'une partie importante de l'habitat favorable n'est pas occupé actuellement, ce qui suggère que la disponibilité d'habitat convenable n'est pas le facteur limitant pour le loup dans la péninsule ibérique. La convenance d'habitat en dehors de la plage actuelle indique que d'autres facteurs, tels que la persécution directe et d'autres sources de mortalité anthropique, peuvent entraver son expansion. Nous suggérons que les priorités pour la conservation devrait suivre deux lignes générales: (1) protéger un habitat de bonne qualité au travers de son aire actuelle; et (2) permettre la dispersion dans des zones inoccupées d'habitat de bonne qualité et réduire les taux de mortalité d'origine humaine. Enfin, nous devons encore améliorer notre compréhension pour savoir comment les loups coexistent avec les humains dans des milieux modifiés spatio-temporellement, y compris ses relations avec les infrastructures, l'utilisations des sols et la présence humaine directe.

#### INTRODUCTION

Au cours du siècle dernier, les grands carnivores ont connu un déclin substantiel de la population avec une contraction de l'aire de présence principalement due à l'empiétement humain et à la persécution directe (Ceballos & Ehrlich, 2002; Ripple et al., 2014; Lucas, Gonzalez- Suarez & Revilla, 2016). En Europe et en Amérique du Nord une nouvelle législation axée sur la conservation au cours des trois dernières décennies a été adopté, alors que les zones naturelles et rurales ont connu des changements socio-économiques substantiels conduisant à une augmentation de la couverture forestière dans de nombreuses zones tempérées. Ces changements ont quelque peu facilité la stabilisation et même la croissance de certaines populations

de grands carnivores (Chapron et al., 2014; Gompper, Belant & Kays, 2015).

Le cas de la population de loup *Canis lupus* dans la péninsule ibérique est un exemple de changement de tendance de la période récente, montrant une stabilisation globale (Blanco, Reig & de la Cuesta, 1992; Torres & Fonseca, 2016). La population de loup ibérique occupe la partie la plus occidentale de l'aire de répartition d'Europe. Il est isolé depuis des générations avec une très faible taille effective de population (Hindrikson et al., 2017). Cent ans plus tôt, l'espèce était présente dans l'ensemble de la Péninsule (Cabrera, 1914). Au cours du 20<sup>ème</sup> siècle, la persécution humaine et le déclin des populations d'espèces d'ongulés sauvages (Fernandez et Azua, 2010) ont conduit les populations de loups au bord de l'extinction (Valverde, 1971). Par la suite,

l'augmentation des proies sauvages et du couvert forestier, principalement en raison de l'exode rural, associé à une protection partielle ou totale, a permis à l'espèce de recoloniser certaines zones locales (Blanco et al., 1992; Chapron et al., 2014). Néanmoins, dans les trois dernières décennies, l'aire occupée et le nombre de meute sont restés stables avec 120 000 km<sup>2</sup> et environ 360 meutes (100 000 km<sup>2</sup> et 300 meutes et 20 000 km<sup>2</sup> et 60 meutes en Espagne et au Portugal respectivement; Blanco et al., 1992; MAGRAMA, 2016; Torres & Fonseca, 2016). Une seule population reste partagée dans la péninsule Ibérique entre le Portugal et l'Espagne, après la quasi-extinction de la soit disant population de la Sierra Morena, où aucune meute n'a été détecté lors du dernier recensement. Ni meutes ni reproduction n'ont encore été détecté dans les Pyrénées, bien que quelques individus d'origines Italiennes y arrivent (Chapron et al., 2014; MAGRAMA, 2016).

L'espèce est considérée comme en voie de disparition au Portugal et presque menacée en Espagne (Cabral et al., 2005; Blanco, Saenz Buruaga & Llana, 2007), strictement protégées au Portugal et protégé en Espagne par la Convention de Berne (Annexes III et II respectivement). Il est également couvert par la Directive de l'Union européenne sur les habitats (92/43/CEE): strictement protégé au Portugal et en Espagne au sud du fleuve Duero (Annexe IV), alors qu'en Espagne, au nord du fleuve Duero, il peut faire l'objet d'une gestion mortelle si justification (annexe V). La directive comporte également un mandat pour la protection des habitats du loup, par son inscription à l'annexe II (Portugal, et Sud de la rivière Duero) à partir duquel certaines recommandations ont récemment été dérivés, y compris l'identification par modélisation spatialement explicite des zones potentielles d'expansion par recolonisation naturelle (Boitani et al., 2015).

Les **modèles d'habitat** sont des outils importants pour identifier les facteurs affectant la distribution des espèces et des populations, mais aussi pour prédire les distributions potentielles en réponse aux changements d'environnement (Martin et al., 2012; Bellamy, Scott & Altringham, 2013). Pour modéliser correctement les processus naturels, il est nécessaire d'examiner les échelles pertinentes (Grimm et al., 2005) et **modéliser** la distribution d'une espèce ne fait pas exception (Hortal et al., 2010). Dans le cas des loups, il existe plusieurs études suggérant que les effets des variables environnementales sur leurs changements de distribution suivent une échelle hiérarchique spatiale (voir Johnson, 1980). Au niveau de la distribution des espèces (1<sup>ère</sup> niveau de sélection), ils peuvent se produire dans des zones à densités routières (par exemple, 0,54 km/km<sup>2</sup>, Thiel, 1985) et sans couvert forestier si la disponibilité des proies le permet (Jezdrzejewski et al., 2008). À l'échelle de l'utilisation individuelle de l'habitat (troisième ordre de sélection), les loups se déplacent en évitant les routes et les zones fortement utilisées par les humains, en sélectionnant les zones à fort couvert forestier et à proies abondantes (Thiel, 1985; Massolo & Meriggi, 1998; Glenz et al., 2001; Houle et al., 2010; Llana, Lopez-Bao & Sazatornil, 2012; Zimmermann et al., 2014). Les loups peuvent coexister également avec l'homme dans des zones à faible couvert végétal, si le milieu n'est pas trop

fragmenté par les habitations et les routes (Eggermann et al., 2011). Enfin, les lieux de reproduction, c'est-à-dire les tanières et les sites de rendez-vous (les sites utilisés pour les louveteaux, sélection de troisième ordre) sont généralement situés loin de l'homme et des routes, sur des pentes abruptes et/ou dans des zones forestières (Capitani et al., 2006; Ausband et al., 2010; Houle et al., 2010; Bassi et al., 2015; Sazatornil et al., 2016). Les loups présentent une variété d'adaptations qui leur permet de coexister avec les humains dans des milieux modifiés. Par conséquent, étudier comment les variables environnementales contribuent à la qualité de l'habitat à une variété d'échelles, peut améliorer notre compréhension des facteurs clés à l'origine des modèles d'occurrence.

Nous avons analysé les variables environnementales clés à différentes échelles, qui peuvent potentiellement déterminer l'apparition de loups dans la péninsule ibérique. Les principaux objectifs de cette études devaient: (1) comprendre comment les caractéristiques du paysage, les perturbations et la disponibilité des proies affectent la répartition du loup, l'utilisation de l'espace et l'emplacement des sites de reproduction; et (2) identifier les zones critiques d'occurrence du loup, y compris les habitats de forte et faible qualité dans les zones actuellement occupées, comme les zones inoccupées de haute qualité. Nous avons émis l'hypothèse que le pouvoir prédictif des variables analysées, changera avec l'échelle: à l'échelle de la répartition des espèces, la présence du loup devrait être expliquée par des variables topographiques à grande échelle; au niveau de l'utilisation de l'habitat individuel, les loups choisiraient des zones boisées avec suffisamment de proies tout en évitant les zones plus humanisées; et les loups utiliseraient les zones plus éloignées de l'homme pour sélectionner les sites de reproduction. Nous avons aussi évalué pourquoi les loups sont spatialement limités au nord-ouest de la péninsule Ibérique, soit par manque de disponibilité d'habitat, par manque de couloirs (corridors) entre les sites occupés et vides ou d'autres facteurs. La population étant partagée entre le Portugal et l'Espagne, ces travaux devraient fournir des informations sur la qualité de l'habitat dans l'aire de répartition actuelle des loups et dans les zones de recolonisation futures, où des scénarios conflictuels liés à la présence de loups pourraient se produire.

## MATERIEL ET METHODES

### Zone d'étude

La péninsule ibérique, d'une superficie d'environ 585 200 km<sup>2</sup> comprenant les territoires continentaux du Portugal et d'Espagne, présente une topographie complexe allant du niveau de la mer à 3478 m (Fig. 1). L'aire actuelle du loup est située dans le quart nord-ouest de la péninsule Ibérique, autour du bassin du Duero qui est entouré de chaînes de montagnes (Monts Cantabriques, et Ibérique et Systèmes Centraux). Le plateau central est composé de terres cultivées, de forêts de feuillues à feuilles persistantes et de conifères, de garrigues et de zones urbaines. Ce paysage a été modifié par l'intervention de l'homme avec une intensification d'activités telles que le transport, l'agriculture, l'élevage, l'urbanisation, les mines, la foresterie et les incendies de forêt, entraînant un épuisement de la couverture végétale et une érosion des sols

(Udelhoven & Stellmes, 2007). D'autre part, en zones de montagnes, la couverture végétale naturelle a augmenté ces derniers temps en raison de l'abandon des terres par l'homme au cours des dernières décennies (Garcia-Ruiz & Lasanta-Martinez, 1990).

### Données loups à différentes échelles

#### Données environnementales

#### Analyses (MaxEnt, GLM, AIC)

## RESULTATS

Globalement, les résultats obtenus avec les deux méthodes étaient raisonnablement cohérents dans les zones appropriées prévues à différentes échelles spatiales avec les variables impliquées, montrant une faible divergence entre les deux techniques de modèles (tableau 2, Fig. 2). La contribution des variables varie selon les échelles (Tableau 2). A l'échelle de l'aire de distribution, les deux techniques ont identifié *l'Altitude* comme la variable la plus pertinente, avec un effet quadratique dans le cas de MaxEnt et un effet positif direct dans le cas de GLM. *Rivers dis*, *urbanisation* et *diversité de proie sauvage* étaient également les variables pertinentes avec le GLM, négativement associée à la présence de loups. À l'échelle d'utilisation de l'habitat, pour les deux techniques, *l'Altitude* a fourni la contribution majeure avec une association positive avec la présence de loup. Dans le cas du GLM *diversité des proies sauvages* était également important et était positivement associé à la présence du loup. Enfin, la distance aux routes a été l'apport principal des deux méthodes pour les modèles de sites de reproduction. Cependant, la relation avec la présence de sites de reproduction était légèrement différente; dans MaxEnt la relation était quadratique (positif jusqu'à une certaine distance, puis négatif) alors que dans GLM, *Roads dis* avait une relation positive avec les sites de reproduction.

Pour les modèles MaxEnt, l'ASC a montré des valeurs de 0,73, 0,80 et 0,74 pour 10 X 10 km, 2 X 2 km et 1 X 1 km respectivement (tableau S8). Les valeurs de probabilité de seuil obtenues en utilisant la présence de formation du 90<sup>e</sup> percentile à chaque échelle étaient: 0,31, 0,24 et 0,22 pour MaxEnt et 0,37, 0,35 et 0,28 pour GLM à 10 X 10 km, 2 X 2 km et 1 X 1 km respectivement (Tableaux S9, S10 et S11). Avec ces valeurs de seuil, la validation GLM a montré un taux de classification correct pour les absences de 0,50, 0,58 et 0,60 pour 10 X 10 km, 2 X 2 km et 1 X 1 km respectivement (notez que, comme prévu, étant donné les seuils, il était de 0,90 pour la présence).

La distribution potentielle du loup prédite par MaxEnt et les modèles GLM couvraient 55 et 59% de la péninsule Ibérique respectivement. L'habitat potentiel du loup dans la distribution potentielle prédite en utilisant l'approche imbriquée couvrait 33% et 38% et les zones potentielles de sites de reproduction ne couvraient que 20 et 25% de la péninsule Ibérique pour les Modèles MaxEnt et GLM respectivement (Fig. 2). Dans l'aire actuelle des loups, les modèles ont prédit une haute qualité potentielle d'une surface de 90% pour les deux méthodes dans la plage de distribution 56 et 64% à l'échelle de l'utilisation de l'habitat et 31 et 40%

à l'échelle du site de reproduction pour MaxEnt et GLM respectivement.

En utilisant l'approche imbriquée, nous pourrions identifier trois types de zones: (1) zones de haute qualité dans l'aire de distribution actuelle, (2) des zones de mauvaise qualité dans l'aire de présence actuelle et (3) des zones de haute qualité en dehors de l'aire de présence (Fig. 2). L'aire actuelle de distribution n'occupait que 35% et 33% des zones de haute qualité prévues par les modèles de distribution pour la péninsule Ibérique; 37 et 36% de la surface prévue à l'échelle d'utilisation individuelle de l'habitat; et 34 et 34% des zones prévues comme convenant à la reproduction, pour MaxEnt et Modèles GLM respectivement (Fig. 2A). Les zones de faible qualité dans l'aire de distribution actuelle comprenaient de petites zones dans le Nord du Portugal, le bassin inférieur du Duero et au nord Est de la distribution actuelle (Fig. 2B). En dehors de l'aire actuelle, les zones de haute qualité représentent 36 et 39% de la Péninsule Ibérique à l'échelle de l'aire de répartition, 30 et 24% à l'échelle de l'utilisation de l'habitat individuel et 13 et 17% à l'échelle de reproduction, pour les modèles MaxEnt et GLM respectivement (Fig. 2C). Ceux-ci sont actuellement inoccupés mais sont potentiellement des zones favorables et se trouvent dans des chaînes de montagnes clés telles que les Pyrénées, systèmes bétiques, système central occidental y compris le Portugal et le système Ibérique (Fig. 2C).

## DISCUSSION

Le loup est un important prédateur au sommet de l'écosystème (Estes et al., 2011; Ripple et al., 2014). C'est le seul grand carnivore dans de nombreuses régions de la péninsule ibérique, se nourrissant d'ongulés sauvages, et en utilisant intensivement les refus de fermes, mais aussi se nourrissant d'animaux domestiques où les pratiques d'élevage ne conviennent pas (Cuesta et al., 1991). Par conséquent, une bonne compréhension des déterminants environnementaux de l'utilisation de l'espace du loup à plusieurs échelles est nécessaire pour concevoir des bases scientifiques pour la stratégie de conservation et de gestion. Dans cette étude, nous avons constaté qu'une topographie complexe, définie par la combinaison de l'altitude avec la proximité de rivières, et de l'évitement des zones hautement humanisées, semblait être les facteurs clés déterminant la présence de loups dans la péninsule Ibérique. En outre, nos résultats montrent des preuves qu'un processus de sélection hiérarchique de choix d'habitat a eu lieu. Nous avons trouvé que dans ce paysage modifié par l'homme, les loups suivent un modèle de réponses, afin d'éviter une exposition élevée à l'homme à grande échelle, sélectionnent des zones avec suffisamment de nourriture disponible à échelles intermédiaires, et essaient d'empêcher les rencontres humaines lors du choix des sites de reproduction. L'interprétation globale de ces résultats indique que la qualité de l'habitat dans notre zone d'étude est principalement déterminée par la présence de zones faisant office de refuges envers les humains. Nous avons également constaté qu'il y avait une quantité importante de bons habitats potentiels pour les loups dans la péninsule Ibérique, y compris de grandes étendues de zones inoccupées.

## Facteurs environnementaux clés pour l'aire de répartition du loup, utilisation de l'habitat et lieux de reproduction

Des facteurs topographiques et anthropiques semblaient se former dans l'aire de présence de loups dans des paysages modifiés par l'homme. La persécution à long terme peut avoir forcé les loups à éviter les pressions humaines directes. En effet, un terrain accidenté peut offrir une protection en limitant l'accessibilité humaine (Llaneza et al., 2012; Ahmadi, Lopez-Bao & Kaboli, 2014). Cependant, une longue coexistence avec les humains peut avoir aidé l'espèce à développer des adaptations pour faire face à divers niveaux d'exposition humaine. **Fait intéressant, la richesse des espèces de proies sauvages et refuge (altitude), semblaient avoir une grande influence sur la sélection d'habitat du loup alors que l'abondance des proies domestiques n'était pas un facteur important.** En fait, les ongulés sauvages sont essentiels pour les populations de loups dans certaines régions (présence d'au moins une ou deux espèces; Barja, 2009; Cuesta et al., 1991; Fernandez-Gil, 2004). Dans d'autres régions, telles que certaines parties de la Galice, du Portugal, ou le bassin du Duero, l'épuisement des populations d'ongulés sauvages ont conduit les loups à compter sur le bétail vulnérable à la prédation ou aux déchets humains (principalement des fermes), y compris les charognes d'animaux domestiques (Cuesta et al., 1991; Torres et al., 2015). Dans ces zones, l'exposition à la persécution humaine directe est considérablement accrue (Newsome et al., 2016). **Ne pas être détecté par les humains semblait être le principal moteur de la sélection des sites de reproduction dans les zones avec suffisamment de refuge et de nourriture** (Grilo et al., 2002; Lesmerises, Dussault et St-Laurent, 2012; Dellinger et al., 2013). À petite échelle, la distance aux routes et aux autres activités humaines fournissent un bon indicateur des perturbations humaines et le risque de mortalité comme montré par d'autres études (Linnell et al., 2000; Bassi et al., 2015; Sazatornil et al., 2016).

## Zones potentiellement convenables mais inoccupées dans la péninsule Ibérique

**Nos résultats ont montré que l'aire actuelle des loups dans la péninsule Ibérique n'est pas limitée par le manque d'habitat convenable.** À une échelle grossière, au moins 55% de la péninsule Ibérique semblait être favorable aux loups en termes de refuge, mais seulement 21% est actuellement occupé. Étant donné que la distribution de l'espèce a à peine changé depuis le milieu des années 1980 et que le nombre important d'habitats favorables en dehors de la gamme actuelle sont inoccupés, d'autres facteurs non quantifiés ici peuvent être limitant pour l'expansion du loup et entraver sa récupération ultérieure. Les principales causes de mortalité dans la péninsule ibérique sont liées à l'homme (par exemple, l'abattage, la chasse, le braconnage, l'empoisonnement et les collisions avec les véhicules), même dans des zones protégées et aux endroits où les populations sont strictement protégées (Blanco et al., 1992; Colino-Rabanal, Lizana et Peris, 2011; Lopez-Bao et al., 2015). **Les taux de mortalité élevés induits par l'homme (Blanco & Cortes, 2007; Barroso & Pimenta, 2008) pourrait limiter le nombre d'animaux disponibles pour disperser et coloniser des zones appropriées.** Même avec un

taux d'abattage et de chasse légale relativement faible, une dispersion efficace peut être gênée lorsqu'une population a une faible variabilité génétique liées à un grave goulet d'étranglement historique (Pilot, Greco & von-Holdt, 2014). Il est donc crucial d'évaluer le rôle de la mortalité induite par l'homme pour déterminer la distribution spatiale du loup dans la péninsule Ibérique.

## Implications pour la gestion et la préservation

Il existe une grande disparité dans la façon dont les loups sont contrôlés dans différents lieux de la péninsule Ibérique sur la base juridique et le statut of conservation of Portugal to Portugal and Espagne et les différentes administrations régionales espagnoles, chacun ayant pleine compétence en matière de gestion du loup. Néanmoins, il existe un mandat commun pour préserver cette unique population, y compris la protection totale des animaux du sud du Duero, conformément à la directive sur les habitats 92/43/CEE. Un challenge clé consiste à définir une stratégie basée sur la science pour protéger cette population et son habitat est le décalage entre la distribution spatiale de l'habitat et sa gestion (Trouwborst, 2014).

La zone actuellement occupée par l'espèce est de qualité très hétérogène, avec de grandes étendues d'habitats bonne qualité, associés aux chaînes de montagnes. A priori, ces zones devraient agir comme source d'individus puisque les meutes de loups sont présentes et se reproduisent régulièrement. La persistance à long terme de toute la population et la recolonisation des zones vacantes, dépend des individus dispersés nés dans des zones de bonne qualité. En outre, le rôle fonctionnel des loups au niveau de l'écosystème nécessite leur protection dans ces zones. Bien que les loups de la péninsule Ibérique s'appuient principalement sur les proies sauvages (Cuesta et al., 1991; Barja, 2009), certaines zones sont des points chauds conflictuels en raison de pratiques culturelles inadéquates (Blanco et al., 1992). En conséquence, une réforme régulière appliquées en Espagne est en cours, y compris dans certains parcs nationaux (Fernandez-Gil et al., 2016). Par conséquent, le rôle potentiel de ces zones de bonne qualité en tant que sites clés pour la conservation de toute la population, peut être compromise même si elle est située dans les zones avec un plus haut niveau de protection.

**Dans les zones de moindre qualité, où les loups sont également présents et se reproduisent,** on peut s'attendre à une exposition plus importante à l'homme. Dans ces paysages fortement modifiés en termes de perte de végétation indigène, les loups dépendent des déchets de ferme et du bétail et, dans une moindre mesure, sur les ongulés sauvages (Cuesta et al., 1991). Ces zones ont une faible disponibilité de paysage refuge, ce qui rend les loups très vulnérables à la mortalité d'origine humaine. **En fait, il a été observé que le développement du réseau routier dans les zones à faible qualité d'habitat est positivement liés avec des taux élevés de mortalité de loups sur la route et autres sources de mortalité d'origine humaine, y compris le braconnage** (Colino-Rabanal et al., 2011). Dans les zones de mauvaise qualité, le reste des fragments de végétation offrant une certaine protection devraient être protégé, puisque les loups comptent sur eux

pour leur refuge. Les zones faible qualité pourraient agir comme des **puits** si les taux de mortalité sont élevés. Dans un tel cas, leur maintenance dépendrait de l'arrivée d'individus dispersant venant de zones plus productives et où les taux de survie sont plus élevés. Cependant, a priori, ces attentes risquent de ne pas tenir si la mortalité d'origine humaine est biaisée suivant la qualité de l'habitat. Il faut donc évaluer l'association dans la distribution spatiale des dommages et la mortalité des loups en relation avec la qualité de l'habitat dans la zones de présence actuelle.

**Nous avons identifié de vastes zones avec un habitat de bonne qualité où actuellement, les loups ne sont pas présents.** La mobilité des loups disperseurs est très élevée et donc le potentiel pour la recolonisation des Pyrénées, du système central et le système ibérique devrait être élevé. Dans le cas des Pyrénées, le goulet d'étranglement apparent dans le corridor reliant cette zone avec l'aire Cantabrique peut limiter la connectivité (Fig. 2) et donc la protection de la végétation naturelle et la création de nouveaux « patchs » pouvant servir de tremplin, peuvent favoriser une recolonisation naturelle depuis l'ouest. Il est intéressant de noter que les loups arrivent dans les Pyrénées depuis la population alpine Italienne orientale, traversant de vastes zones d'habitat apparemment de très faible qualité (Louvrier et al., 2018), au lieu de venir de la région occidentale de la péninsule. Le système central occidental et le système méridional Ibérique montrent

également une continuité d'habitat de qualité avec l'aire de distribution principale. La colonisation de ces grandes les zones à très faible densité humaine peuvent être limitées par la gestion létale intense effectuée dans l'aire principale, y compris au sud de la rivière Duero, où les loups sont en principe protégés par la directive Habitats (Trouwborst, 2014). Ainsi, la mortalité d'origine humaine devrait être soigneusement examinée afin d'identifier les niveaux critiques qui permettent la recolonisation.

Nos résultats suggèrent fortement que la coordination des organismes et agences agissant à plusieurs niveaux, des autorités locales transfrontalières (par exemple, les institutions de protection de la nature, les forêts, agences de la faune et des routes) est cruciale pour le succès de la gestion et la conservation des populations de loups dans des habitat de qualité hétérogène, fournie par les paysages modifiés par l'homme. En particulier pour la péninsule Ibérique, un système d'effort coordonné entre le Portugal et l'Espagne est nécessaire pour équilibrer la protection et la gestion partagée des populations de loup. Enfin, cette étude est un exemple d'utilisation de données disponibles provenant de différentes sources et à différentes échelles, pour procéder à une analyse complète afin de définir les priorités pour la conservation du loup.