

Retour du loup et dynamique d'une population de l'ouest de la Pologne, 2001-2012

Mamm Res (2016) 61:83–98
DOI 10.1007/s13364-016-0263-3

ORIGINAL PAPER

Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012

Sabina Nowak¹ · Robert W. Mysłajek²

Résumé

Depuis le milieu du XX^{ème} siècle, sous différents régimes de gestion (plus de 20 ans de contrôle de loups, suivi de 20 ans de chasse au trophée), les loups étaient absents ou rare à l'Ouest de la Pologne (ci-après l'WPL). Ils sont devenus strictement protégés dans tout le pays en 1998 et ont commencé à recoloniser les vastes forêts éloignées de l'WPL, ($376 \pm 106,5$ km) de la population source de l'Est de la Pologne. En 2002-2012, la population a augmenté pour atteindre environ 140 loups vivant dans 30 groupes familiaux, avec un taux annuel d'augmentation de 38% ($\lambda = 1,38$, SE = 0,10). La zone d'occurrence permanente a augmenté de 600 à 10 900 km², avec une densité moyenne de 1,3 loups / 100 km². La distance du plus proche voisin entre les territoires de loups a **diminué** de 260 à 25 km. Entre 2001 et 2005, la moitié des installations de loups a échoué avant 1 à 2 ans alors qu'entre 2006 et 2009 seulement un cinquième. Le nombre de loups dans les groupes varie de 2 à 9 et la taille moyenne des groupes est passée de 1,8 en 2001 à 4,8 en 2012. La survie des louveteaux de mai à fin novembre était de 50% (le nombre moyen de louveteaux par portée était de 5,1 et 2,5, respectivement). Sur 28 loups trouvés morts, 65% ont été tués par des véhicules, 25% ont été braconnés et 7% sont mort à cause de maladies et de facteurs naturels. **Toutes les victimes de la route étaient de jeunes loups, pour la plupart des mâles (67%), percutés sur des routes situées en moyenne à 11,6 km du centre de la meute la plus proche. La recolonisation de WPL a commencé à partir de dispersion en sauts, ce qui a permis aux loups de s'établir dans des endroits éloignés. Au fur et à mesure de la récupération, le schéma de dispersion a évolué, vers un mélange de diffusion et de sauts entraînant la création de meutes à proximité immédiate de meutes existantes. Après 12 ans de recolonisation, les loups de l'Ouest de la Pologne occupaient environ 30% des habitats potentiels favorables.**

INTRODUCTION

Au cours des derniers siècles, des changements spectaculaires ont été observés dans l'abondance des loups à travers l'Europe (Boitani 2003). L'exploitation humaine réduite pendant les guerres ou les périodes de troubles ont permis des augmentations rapides d'aire géographique et du nombre de loups, qui à son tour a suscité la peur et l'hostilité dans les sociétés et a abouti à des efforts pour éradiquer les concurrents du gibier et les prédateurs de bétails (Jędrzejewska et al., 1996). Dans les temps modernes, l'attitude envers les loups a changé, et une telle réponse radicale envers les populations de loups est moins acceptable, même si elle survient parfois (Ozoliņš et al., 2001). Le retour des loups dans différentes régions, fournit une excellente possibilité d'étudier les modèles de dispersion et la

dynamique de nouvelles populations, mais aussi les obstacles à la recolonisation. Des études antérieures en Amérique du Nord ont montré que **la dynamique de population est principalement façonnée par la disponibilité des proies (Keith 1983; Fuller 1989; Mech et al. 1998) et la distance par rapport à une population source** (Wydeven et al., 1995; Hayes et Harestad 2000). Cependant, dans le monde moderne, d'autres impacts indirects humains influencent significativement la distribution, le nombre et la structure sociale des populations de loups (Larivière et al., 2000, Murray et al., 2010). La conservation et les stratégies de gestion semblent cruciales, pour les populations protégées qui ont recolonisé certaines régions des États-Unis et du Canada, où les loups avaient été éradiqués, ont montré des taux de croissance relativement

élevés (Fritts et Mech, 1981, Peterson et al. 1984; Wydeven et al. 1995; Mitchell et al. 2008).

Les loups, qui sont légalement protégés dans la plupart des pays occidentaux (pays européens), sont récemment revenus au centre de l'Europe occidentale dans des forêts fortement altérées par l'homme (Miller et al 2001, Valière et al 2003, Ansorge et al. 2006; Blanco et Cortéz 2007; Fabbri et al. 2007; Chapron et al. 2014). Néanmoins, les données publiées sur la dynamique et la démographie de ces populations en rétablissement sont rares (Wabakken et al., 2001, Nowak et al., 2008). Les loups repeuplant l'Europe font face non seulement à un risque de mise à mort illégale (Liberg et al., 2011) mais aussi à un risque élevé de mortalité sur les routes, les chemins de fer, la détérioration de l'habitat et le manque de connectivité à cause des constructions humaines, aussi bien que le dérangement par des personnes dans les zones refuges (Theuerkauf et al., 2003a, 2003b, Jędrzejewski et al. 2004; Huck et al. 2010; Colino-Rabanal et al. 2011). La recolonisation spontanée des habitats éloignés par les loups est possible en raison de leur capacité à se disperser sur de longues distances. Bien que la plupart des disperseurs s'établissent jusqu'à 100 km des territoires de naissance (Fritts 1983, Gese et Mech 1991, Kojola et al., 2006, 2009), suggérant un **schéma diffus de dispersion**, mêlé à des événements de **dispersion par saut** de plus de 300 km également possible (Linnell et al., 2005; Wabakken et al. 2007; Ciucci et al. 2009). Ainsi, un mélange comportant un schéma stratifié de dispersion est également probable chez cette espèce.

En Pologne, contrairement à de nombreux pays d'Europe occidentale, les loups n'ont jamais été totalement éradiqués au XX^{ème} siècle. Après la Seconde Guerre mondiale, l'aire de répartition de la population de loups s'est élargie dans l'Est de la Pologne, les estimations selon la chasse s'élevaient jusqu'à 820 individus en 1951 (Kowalski 1953). Cette augmentation a incité le gouvernement Polonais à introduire un programme national de contrôle dans le milieu des années 1950, résultant dans une persécution délibérée (environ 3300 loups ont été tués pendant 18 ans), ce qui a provoqué une baisse significative de la population, réduisant la population à environ 60 loups en 1972 (Sumiński 1975). En 1975, le loup a été réintégré dans la liste des espèces de gibier et une fermeture annuelle a été introduite à travers le pays en 1981. Au cours des 23 années successives, environ 2200 animaux ont été abattus au travers de chasse aux trophées (données compilées de la statistique centrale Polonaise et la station de recherche de l'Association de chasse Polonaise). Même si la population a augmenté à l'Est et au Sud-Est de la Pologne, la population a d'abord augmenté pour atteindre 960 animaux au milieu des années 1980, puis a diminué au début 1990 à cause d'une exploitation intensive (Okarma 1993; Pielowski et al. 1993). Cependant, la plupart du temps, les loups étaient très rares ou absents dans les grandes régions boisées à l'Ouest de la Rivière Vistule (Sumiński 1973, Wolsan et al., 1992, Okarma 1993).

En 1995, les loups sont devenus strictement protégés dans certaines parties du pays (y compris l'Ouest de la Pologne) et enfin, ils ont obtenu une protection complète dans toute la Pologne en 1998 (Mysłajek et Nowak 2015). Pour la

première fois dans l'histoire moderne, l'espèce a bénéficié d'un sursis de contrôle humain et d'une opportunité de récupérer dans les forêts à travers le pays. Comme cela a été montré par les modèles d'habitats favorables pour les loups Polonais (Jędrzejewski et al., 2008), 63% de ces habitats 39 000 km²) sont situés dans l'Ouest de la Pologne (= WPL) avec les Monts Sudètes, tandis que dans les plaines de la partie orientale du pays et dans les Carpates, seulement 37% sont disponibles (22, 600 km²). Ainsi, il était prévu que les loups rétabliraient une population viable dans l'WPL peu de temps après leur protection.

En 1998-1999, les données sur les loups en Pologne étaient rares: aucune institution n'était obligée d'enquêter et de signaler leur nombre et leur distribution. En 2000-2001, des informations sur l'occurrence du loup et la taille de la population a été recueillie par le premier National Loup et Lynx Census (Jędrzejewski et al., 2002a). Alors que dans l'Est et le Sud-Est de la Pologne, la population a atteint environ 500 loups, il y en avait seulement 15 à 17 dans tout l'WPL. Des individus solitaires ou vivant en couple ou en petites meutes ont été signalés par les forestiers l'hiver 2000/2001, mais aucune reproduction n'a été confirmée à cette époque (Jędrzejewski et al., 2002a).

Dans le même temps, en 2000, la première reproduction a été signalée en Saxe, en Allemagne, la zone adjacente au Sud-Ouest de la Pologne (Ansorge et Schellenberg 2007). Depuis 2005, avec l'apparition d'un deuxième groupe reproducteur, le nombre de groupes de loups en Allemagne est passé à 25 l'hiver 2013/2014 (Reinhardt et al., 2015). Comme l'ont révélé les analyses génétiques, les deux segments (Polonais et Allemand) de cette population (Reinhardt et al., 2013) ont été fondée par des loups venant du Nord-Est de la Pologne (Czarnomska et al., 2013). La récupération du loup à l'WPL a offert une excellente opportunité pour étudier les mécanismes de croissance des populations qui s'installent dans des paysages dominés par l'homme éloignées de leur population source. Le but de notre étude était de décrire les taux de recolonisation, le changement du nombre, de la taille et de la distribution des meutes qui se réinstallent en Pologne occidentale, ainsi que les schémas de dispersion des loups pendant leur rétablissement entre 2001 et 2012. Considérant l'importante disponibilité des habitats favorables (Jędrzejewski et al., 2008), les fortes densités d'ongulés (Borowik et al., 2013) et la distance par rapport à la population source en Pologne orientale (Jędrzejewski et al., 2004, 2005), nous avons fait l'hypothèse que le taux d'augmentation de la population de loups à l'WPL recolonisatrice était élevé, avec une stratification, plutôt que diffuse, du modèle de dispersion (Cox et Moore 2010).

RESULTATS

Nombre de loups, zone d'occurrence et taux de croissance de la population

En 2001-2003, le nombre de loups dans l'WPL était estimé entre 7 et 9 individus. Le développement de la population a commencé lentement en 2004 avec l'établissement de deux petites meutes (avec reproduction

confirmée) et trois couples: soit un total de 18 loups. Au cours des 8 années suivantes, la population a augmenté de façon exponentielle pour atteindre 139 individus (extrêmes 136-142) dans au moins 30 groupes (25-26 meutes et 4-5 paires) (figures 2 et 3, annexe 1). **Le taux annuel moyen d'accroissement de la population, a été estimée à 38% ($\lambda = 1,38$, SE = 0,10), pour une période de 2002 à 2012 (Annexe 1). En conséquence, le nombre de groupes de loups a augmenté à un taux annuel moyen de 33% ($\lambda = 1,33$, SE = 0,07).**

La zone habitée en permanence par les loups dans l'WPL a augmenté de 600 à 10 900 km² (figure 3), avec un taux moyen d'accroissement atteignant jusqu'à 34% par an ($\lambda = 1,34$, SE = 0,09). Dans le même temps, la zone d'occurrence sporadique est passée de 900 à 3600 km². Ainsi, en 2012, les loups occupaient au total 14 500 km² de forêt de l'WPL. La densité moyenne des loups dans la zone de leur occurrence permanente était de 1,3 loup / 100 km² (fourchette, 1,0-1,8, SE = 0,06). La distance du plus proche voisin (NND) entre les territoires des loups a diminué progressivement, passant de 163 à 260 km entre 2002 et 2003 à une moyenne de 25 km en 2012 (Annexe 1). Le nombre de zones forestières habitées par les loups est passé de 4 en 2002 à 14 en 2012.

La plus grande population de loups, qui comprenait sept résidents se situe dans la forêt de Basse-Silésie (zone n° 15 Fig. 1 et Annexe 2). D'autres terres boisées habitées par plus d'un groupe de loups était le suivant: Noteć (zone n° 9), Wałcz (6) et Drawa (7) (trois groupes de loups dans chacun); Bydgoszcz (11), Tuchola (4), Rzepin (13) et Cedynia (8) (deux groupes dans chacun) (figures 1 et 2). Les forêts restantes étaient habitées par des groupes uniques. Il y avait aussi trois forêts à l'WPL temporairement occupé par des loups dont des loups s'y réfugiant (zones nos 10, 16 et 17).

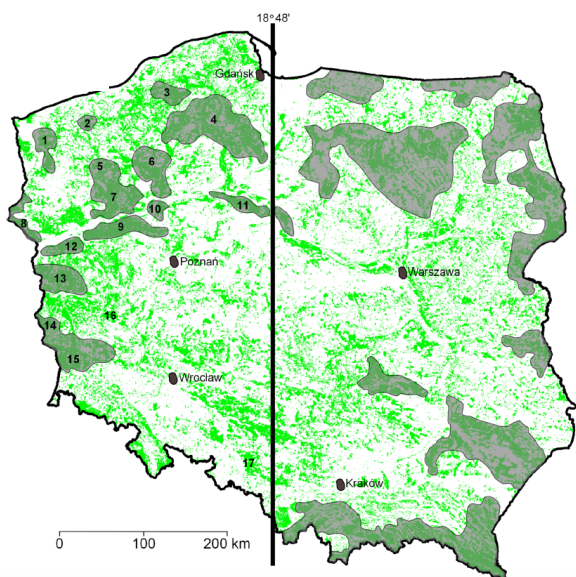


Fig. 1 : Aire d'étude

La persistance (N années de présence continue d'une meute dans la même zone) a été estimée pour 27 groupes de loups, qui se sont d'abord établis en 2001-2009 (annexe 2). Parmi eux, 9 groupes (33%) ont duré seulement 1 ou 2 ans, 4 (15%)

ont été enregistrés 4 années consécutives et **14 (52%) ont duré 5-12 ans**. Les loups éphémères (ceux enregistrés pendant 1-2 ans seulement) étaient en grande partie enregistrés au cours des 5 premières années de développement de la population. Entre 2001 et 2005, la moitié des efforts de colonisation (6/12) ont échoué après 1-2 ans, alors qu'en 2006-2009 seulement un cinquième (3/15) des loups nouvellement installés n'ont pas persisté > 2 ans (Annexe 2).

Taille de meute, taille de portée et survie des petits

De 2001 à 2012, le nombre de loups dans les groupes variait de 2 à 9, et la taille moyenne du groupe était de 3,6 (SE = 0,31). La taille moyenne annuelle des groupes est passée de 1,8 (écart-type = 0,37) en 2001 à 4,8 (SE = 0,35) en 2012. Au cours de la première étape de recolonisation, la taille moyenne des groupes est restée faible, et a commencé à croître à partir de 2005 (annexe 1). La plupart des meutes avec **persistance connue** (15/27) ont démarrés par une paire de loups, certains d'entre eux avec des groupes de trois individus (5/27) ou avec des loups solitaires qui se sont installés dans le territoire (4/27). **Dans un cas, quatre loups sont apparus ensemble dans une zone** (Annexe 2). La taille des groupes a augmenté avec les années de persistance de la meute (figure 4). Au cours du premier hiver, les nouveaux colons comprenaient principalement deux loups (le couple parental). Ceux qui ont survécu jusqu'au deuxième hiver comprenaient quatre loups (une paire avec un ou deux jeunes de l'année). Au troisième hiver, les meutes ont augmenté pour passer à quatre ou cinq individus. Une telle croissance a assurée le statut de la meute. Au cours des années suivantes, la taille des groupes de loups résidents a augmenté et fluctué entre quatre et neuf membres, avec une moyenne de 6,8 individus (SE ± 0,46) (figure 4).

Pendant le suivi dans la neige, nous avons observé des traces d'œstrus chez les femelles, du 22 janvier au 1er mars. **Cependant, le marquage urinaire le plus intensif avec des décharges d'œstrus et des signes de copulation ont eu lieu du 14 février au 1 Mars**. Au total, nous avons enregistré 96 cas de reproduction WPL (Annexe 1). La plupart des lieux de mise bas (57/58) étaient constitués de tanières creusées, un seul endroit était un tas de débris de bois. Basé sur des observations directes de louveteaux de plusieurs jours et des dates d'enregistrement de copulations, **nous avons estimé que les louveteaux étaient nés de la fin avril au début mai**. Pour d'autres analyses, nous avons supposé que le 1^{er} mai était le premier jour de la vie des louveteaux.

Entre le 9 mai et le 30 novembre, nous avons recueilli 37 observations de portées. Nous avons déterminé la taille des portées par rapport au nombre de jours consécutifs (9-213) de la vie des jeunes (figure 5). La survie des louveteaux a été estimée séparément, entre 9 à 116 jours (mai-août), quand les louveteaux sont restés dans les tanières ou étaient sous la garde des membres de la meute plus âgés, et de 116 à 213 jours (septembre-novembre), quand ils sont devenus plus forts et ont pu se joindre à la meute dans les déplacements quotidiens dans le territoire.

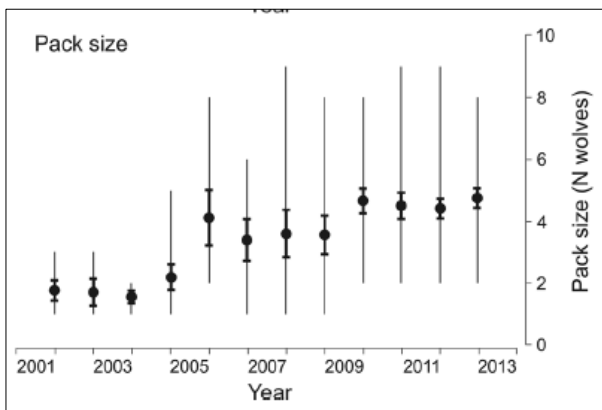


Fig. 4 : Changement de taille de meute

La taille moyenne des portées à la naissance, estimée à l'aide d'une équation de régression, était de 5,1 et a diminué à 4 jeunes à la fin du mois d'août (mortalité de 7% par mois). Dans la seconde période, la mortalité des louveteaux a augmenté pour passer à 14% par mois. Vers la fin novembre, la taille moyenne des portées était de 2,5 loups (figure 5). Ainsi, environ 50% des louveteaux ont survécu de la naissance à l'âge de 7 mois (figure 5, ci-dessous).

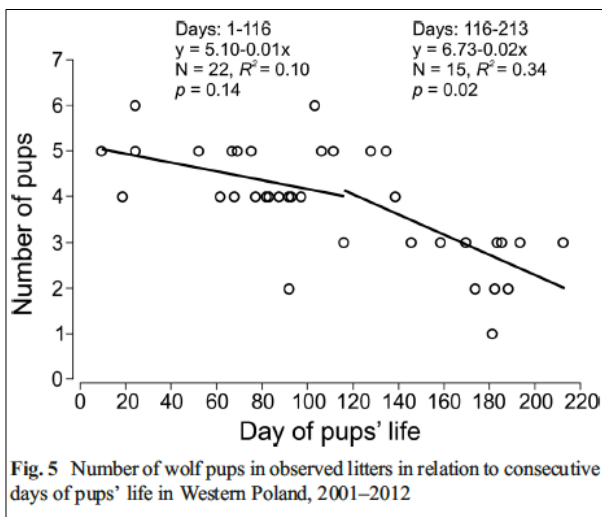


Fig. 5 Number of wolf pups in observed litters in relation to consecutive days of pups' life in Western Poland, 2001–2012

Mortalité

De 2005 (quand le premier cadavre de loup a été enregistré à l'WPL) à Avril 2013, nous avons recueilli des données sur 28 cas de mortalité: 24 loups adultes (86%) et 4 jeunes de l'année (14%) (Annexe 3). Parmi les 27 loups pour lesquels nous pourrions reconnaître le genre, il y avait 14 mâles (52%) et 13 femelles (48%) (Tableau 1). La cause la plus fréquente de mortalité enregistrée était la **collision avec des véhicules** (n = 18; 64%): 17 loups sont morts sur les routes et un sur un chemin de fer. La plupart des victimes détectées étaient des mâles (n = 12, 67%) (Tableau 1). De 2005 à mi-2012, seulement deux femelles heurtées par des voitures ont été retrouvées, mais entre l'automne 2012 et l'hiver 2012/2013, quatre autres femelles ont été découvertes écrasées sur les routes. Tous les loups percutés par les véhicules étaient jeunes (de 6 mois à 3 ans) (Annexe 3). La distance moyenne où les loups ont été touchés par des véhicules par rapport aux

centres du territoire le plus proche était de 11,6 km (de 0,6 à 38,6 km). Seuls deux loups morts ont été trouvés en dehors des forêts qui étaient habitées par des meutes établies à ce moment-là. Les loups dans la forêt de Bydgoszcz (n°11) ont été les plus touchés par la mortalité routière, car au moins cinq individus (deux femelles et trois mâles) sont mort suite à des collisions entre 2005 et 2012.

La chasse illégale et les collets ont contribué à hauteur de 25% des mortalités (tableau 1, annexe 3). Parmi les sept loups détectés braconnés (quatre femelles, deux mâles et un sexe non identifié), cinq ont été abattus illégalement par des chasseurs et deux sont morts dans des collets. De plus, un loup mâle a été retrouvé vivant dans un piège et libéré.

Les maladies et autres facteurs naturels ont causé 7% des mortalités. Une femelle adulte est décédée lors d'une interaction intraspécifique agressive (Annexe 1).

De plus, pendant le déneigement, à l'aide d'observations directes et de séquences vidéo prises par des pièges photographiques, nous avons découvert deux loups handicapés physiquement et deux loups atteints de gale sarcoptique, qui peut aussi être responsable de la mortalité naturelle à l'WPL.

DISCUSSION

Cet article présente un processus de recolonisation spontanée rapide en Pologne occidentale par des loups. Pendant 12 ans, la population a augmenté exponentiellement de plusieurs individus pour atteindre 30 meutes établies, la zone occupée en permanence par les loups s'est étendue de 600 à 10 900 km² et se sont réinstallés avec succès dans 14 forêts.

Parce que notre étude couvrait une grande superficie d'environ 136 000 km² et que les loups sont des animaux insaisissables, voyageant sur de longues distances et maintenant de vastes territoires, nous sommes conscients de possibles sources de biais qui pourraient avoir influencé les résultats de notre étude. Premièrement, nous n'avons peut-être pas découvert tous les groupes de loups la première année de leur présence à l'WPL, c'est particulièrement vrai dans le cas de paires nouvellement établies. Il y a aussi une probabilité que seulement une petite partie des solitaires a été détectée. Cela pourrait conduire à une sous-estimation du nombre de loups et des taux annuels d'augmentation. Dans le cas de meutes, cela pourrait conduire à une sous-estimation du nombre de groupes éphémères et de la durée des meutes établies. De toute évidence, pas tous les loups morts n'ont pu être enregistré, en particulier ceux qui ont été braconnés et ceux qui sont morts de causes naturelles. Cela pourrait sous-estimer la mortalité des loups et provoquer un biais en faveur des accidents de circulation comme cause principale de mortalité.

Les études génétiques de la population de loups Polonais ont révélé que la plupart des loups installés dans l'WPL étaient des immigrants ou leurs descendants, provenant du Nord-Est de la Pologne (Czarnomska et al., 2013).

La distance moyenne en ligne droite des bords les plus à l'Ouest de l'aire de répartition continue des loups dans le

Nord-Est de la Pologne et l'WPL (point médian entre le méridien 18° 48' E et la frontière Polonoise-Allemande) était de $376 \pm 106,5$ km au début des années 2000 et il y avait encore quelques habitats inoccupés dans l'Est de la Pologne (Jędrzejewski et al., 2004, 2008). Dans les premières années de la recolonisation (2001-2003), uniquement des solitaires ou des couples sont apparus à l'WPL. Le grand NND entre les territoires à cette époque a montré que les fondateurs d'une meute s'installaient après une dispersion de longue distance et restant éloignés les uns des autres. Ainsi dans la première étape de recolonisation de l'WPL, le modèle de dispersion par saut a prévalu, comme dans d'autres endroits d'Europe et d'Amérique du Nord (Wabakken et al., 2001, Valière et al., 2003, Fabbri et al. 2007, 2014; Wydeven et al. 2009; Andersen et al. 2015). La persistance de ces petits groupes de loups vivant éloignés des autres était faible, et pendant ce temps beaucoup d'entre eux ont disparu. Au milieu des années 2000 cependant, la lignée permanente des loups de l'Est de la Pologne s'est élargi vers l'Ouest, ce qui a raccourci la distance par rapport aux habitats appropriés de l'WPL (Chapron et al., 2014). Dans le même temps, la population de loups en Saxe (Allemagne), s'est développée rapidement (Ansorge et Schellenberg 2007, Reinhard et al. 2013) et est devenue une deuxième source d'immigrants pour l'WPL, comme montré par des analyses génétiques (S. Nowak, R.W. Mysłajek, données non publiées). Cela a permis de renforcer le processus de récupération.

Le nombre de loups dans l'WPL a augmenté non seulement en raison de l'arrivée de nouveaux colons, mais aussi en raison de la croissance des nouvelles meutes établies. Les groupes familiaux ont commencé à se développer à partir de paires parentales et un ou deux louveteaux de l'année. Certains de ces groupes sont restés à ce stade pendant 2-3 ans et ont disparu, d'autres ont continué à se développer. Quand les louveteaux ont survécu jusqu'à la prochaine saison de reproduction, la taille de la meute a augmenté, comportant les parents, un ou deux yearlings et plusieurs louveteaux de l'année, ce qui correspond au statut d'une meute établie (*quand ils ont bien lu le livre ! ha ha !*). La survie relativement élevée des louveteaux en Novembre, enregistrée à l'WPL, avec de fortes densités d'ongulés sauvages et des hivers doux ont assuré une croissance continue de la meute au cours des années suivantes. La taille moyenne des meutes établies à l'WPL (6,8 loups) était plus élevée qu'en Pologne orientale et les Carpates (Śmietana et Wajda 1997, Okarma et al. 1998; Jędrzejewski et al. 2000, 2002a, 2002b; Findo et Chovancová 2004; Nowak et al. 2008), qu'en Scandinavie (Wabakken et al., 2001, Sand et al., 2012) et dans d'autres endroits d'Amérique du Nord (Fuller et al., 2003). Les grosses meutes sont devenues donneuses de jeunes disperseurs fondateurs de nouveaux groupes.

Au cours du processus de récupération, le NND entre les territoires des meutes a progressivement diminué. Plus de nouveaux groupes de loups se sont établis à proximité de meutes déjà existantes, et relativement moins de groupes sont apparus dans des zones plus éloignées. Ainsi dans la seconde phase du processus de récupération, le modèle de dispersion de recolonisation s'est décalé vers un modèle plus stratifié,

devenant un mélange de dispersion par diffusion et de dispersion d'individus sur de longues distances. Cela a permis une meilleure persistance des groupes de loups (ou territoires de meutes), en particulier ceux qui vivent à proximité les uns des autres, parce que facilitant l'accès à des partenaires potentiels. A l'WPL, l'immigration des loups du Nord-Est de la Pologne, l'augmentation de la taille des meutes et l'augmentation de leur nombre ont dépassé la mortalité des loups, ce qui a conduit la population à croître de façon exponentielle jusqu'à la fin de notre étude.

Une telle croissance exponentielle ne peut pas continuer sans limites. La population de loups peut non seulement augmenter en ayant accès à des habitats adaptés, mais cela dépend également de l'acceptation du public, du statut juridique et de l'atténuation des conflits (Kaczensky et al., 2013). Selon les modèles d'habitats favorables pour les loups Polonais (Jędrzejewski et al., 2008), environ 790 ± 60 loups peuvent vivre dans une zone de $35\,570$ km² à l'ouest de 18° 48' (Cf. fig. 1). Ainsi, l'hiver 2012/2013, le nombre d'individus a atteint environ 18% de cette estimation, et les loups occupaient 30% des habitats favorables. Par conséquent, les forêts de l'WPL sont loin d'être saturées, et le développement de la population de loups peut être attendu. Cependant, la croissance des impacts des activités humaines sur les habitats des loups et leurs fragmentations causées par le développement d'infrastructures de transport, peut diminuer leur aptitude de développement (Jędrzejewski et al., 2005, Huck et al., 2010, 2011). D'autre part, l'augmentation des densités d'ongulés sauvages permet la croissance de la population (Borowik et al., 2013). Parallèlement à la reprise du loup à l'WPL, un développement rapide a également été observé en Allemagne (Reinhardt et al. 2015). Il y a aussi des preuves de dispersion de longue distance (800 km) de loup de meutes vivant à proximité de la frontière Germano-Polonoise vers le Danemark, ce qui montre que la population de loups des plaines européennes s'étend à l'Ouest de l'Europe (Andersen et al., 2015).

L'augmentation de l'aire de répartition du loup et de la taille de la population ont récemment été enregistrées dans toute l'Europe (Chapron et al., 2014). Cependant, la population de l'WPL (avec sa population source provenant de l'Est de la Pologne) et d'Allemagne est la seule population de loups se rétablissant en plaine dans le centre et l'Ouest de l'Europe, dans des zones de forte densité humaine. La majorité des récentes recolonisations dans les régions dominées par l'homme en Europe a eu lieu dans les montagnes (Nowak et al., 2008; Marucco et al. 2009, Kaczensky et al. 2013). En Finlande et dans les États Baltes, où les loups vivent aussi dans les plaines, la densité humaine est beaucoup plus faible (18-47 habitants au km², <http://ec.europa.eu/eurostat>), tandis qu'en Suède (24 habitants au km²), la plupart des aires de répartition actuelle occupent des zones montagneuses (Wabakken et al., 2001; Liberg et al. 2011).

Le réseau de routes publiques et forestières denses et une densité humaine élevée provoque une pression humaine accrue sur la faune (Selva et al., 2011). Par conséquent, nous pouvons nous attendre à ce que la récupération des loups en plaine sera plus lente et limitée par la perturbation et la

mortalité causée par l'homme. Pourtant, le taux moyen d'augmentation annuel de la population à l'WPL était plus élevé que le taux de croissance moyen des populations de loups en voie de rétablissement étudié dans les montagnes d'Europe (Wabakken et al. 2001; Nowak et al. 2008) et la majeure partie de l'Amérique du Nord (Wydeven et al., 1995; Pletscher et al., 1997; Harestad 2000). Cela montre que les loups sont adaptés à la présence humaine dans l'WPL: comme les autres forêts exploitées, nous croyons que c'est une adaptation comportementale de caractère spatio-temporel (Theuerkauf et al., 2003a, b).

Donner naissance à des jeunes presque exclusivement dans des tanières creusées, élevant les jeunes aussi loin que possible de l'homme et des routes publiques, pourrait également aider à éviter un risque élevé de perturbation par les personnes dans la gestion des forêts de plaine de l'WPL. La forte survie des louveteaux les 120 premiers jours de leur vie, quand ils n'étaient toujours pas très mobiles et en restant sur des sites de rendez-vous relativement sûrs sous la surveillance d'anciens compagnons de meute, semblent confirmer cette hypothèse. En revanche, en octobre novembre quand les louveteaux étaient plus gros, plus actifs et ont commencé à se déplacer avec la meute dans les parties plus périphérique de leur territoire (Packard 2003), où le risque de mortalité, en particulier d'origine humaine est plus élevé, alors la survie des louveteaux a diminué. Cependant, en général, l'enregistrement de la survie des jeunes à l'WPL était supérieure à celle des autres parties de la Pologne (Jędrzejewska et al., 1996; Jędrzejewski et al. 2002a; Nowak et al. 2008).

La mortalité des loups dans l'WPL, de même que celle d'autres populations protégées (Wabakken et al., 2001; Blanco et Cortéz 2007; Smith et al. 2010), était principalement d'origine humaine et a été dominé par des collisions avec des véhicules. Bien qu'une certaine sous-estimation du nombre de tirs illégaux et de collisions reste possible, il est également probable que le braconnage était beaucoup plus faible dans l'WPL que dans d'autres régions, par ex. Scandinavie (Liberg et al., 2012). En général, le total de la mortalité humaine et naturelle pendant la période de récupération 2001-2012 n'a pas entravé l'augmentation de la population, contrairement aux périodes de contrôle et d'exploitation des loups, les loups étaient absents ou très rares dans l'Ouest de la Pologne (Sumiński 1973, Okarma 1989, Wolsan et al., 1992).

En conclusion, notre étude a montré que la récupération rapide spontanée dans des zones appropriées éloignées est possible en raison **de deux schémas de dispersion**. Au début, la **dispersion par saut est** la plus fréquente, ce qui permet aux loups de former des meutes dans des endroits très éloignés de leur gamme continue. Les premiers colons font face à un risque de persistance de leur groupe d'une durée courte. **Lorsque le nombre de meute ainsi que leur taille augmente, les meutes deviennent de plus en plus une source de migrants et le schéma de dispersion passe à un type plus stratifié, un mélange de dispersion sur de longues distances et de dispersion par diffusion**. Cela entraîne la création de petites populations locales. Après 12 années de succès de recolonisation, les loups en Pologne occidentale montrent encore une augmentation de la population exponentielle tout en occupant que 30% des habitats potentiels favorables.

Taux annuel d'accroissement de 38 %
+ 33% de meute en plus chaque année

Schéma de dispersion par diffusion et par saut

Rut/œstrus : 14 février/1^{er} mars

Naissances : fin avril/début mai = 1^{er} mai

Mise bas de 5 louveteaux en moyenne

Mortalité des louveteaux : 50 % à 7 mois = à la fin novembre il ne reste plus que 2,5 louveteaux

67 % des collisions avec véhicules = jeunes mâles

Population de plaine et de montagne