


# Les loups *Canis lupus* sédentaires mais non dispersés recolonisant l'ouest de la Pologne (2001-2016) sont conformes aux prédictions d'un modèle d'adéquation de l'habitat

DOI: 10.1111/ddi.12621

BIODIVERSITY RESEARCH

WILEY Diversity and Distributions

## Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model

Sabina Nowak<sup>1</sup>  | Robert W. Mysłajek<sup>2</sup> | Maciej Szewczyk<sup>2</sup> | Patrycja Tomczak<sup>1,3</sup> | Tomasz Borowik<sup>4</sup> | Bogumiła Jędrzejewska<sup>4</sup>

### Résumé

**Objectif :** Comparer les prédictions du **modèle d'adéquation de l'habitat** (MHS) pour les loups *Canis lupus* en Pologne avec la distribution réelle des loups en Pologne occidentale après 15 ans de recolonisation.

**Localisation :** Pologne occidentale (WPL, environ 136 000 km<sup>2</sup>), à l'ouest du méridien 18°48'E.

**Méthodes :** Des données sur la présence de loups (8 057 enregistrements) ont été recueillies en 2001-2016. La présence du loup dans des cellules de 10 × 10 km a été classée comme suit : (1) présence permanente avec reproduction, (2) présence permanente sans reproduction et (3) présence sporadique (interprétée comme des individus dispersés). Ces cellules ont été comparées à toutes les cellules de 10 × 10 km de l'WPL en ce qui concerne la probabilité d'occurrence des loups telle que prédite par le MHS et les variables de l'habitat importantes pour les loups. Pour l'analyse temporelle, les données ont été divisées en deux sous-ensembles de 8 ans : la phase initiale et la phase ultérieure du rétablissement du loup.

**Résultats :** Des loups ont été enregistrés dans 259 cellules (19,8% de la zone d'étude). Les paires et les meutes se sont installées dans des zones prédites par le MHS comme ayant un bon et un très bon habitat, dans des cellules caractérisées par une couverture forestière élevée et de faibles densités de routes. Les meutes qui se sont reproduites ont été trouvées dans les habitats de meilleure qualité caractérisés par une couverture forestière plus dense et une part nettement plus faible de structures anthropiques. **Les individus dispersés ont été enregistrés principalement dans des habitats inadaptés et suboptimaux, et ils ont évité à la fois les habitats les plus pauvres et les meilleurs.** Dans la phase initiale du rétablissement des loups, les cellules sélectionnées par les loups pour s'installer et celles utilisées par les loups dispersés ne différaient pas dans leurs paramètres d'habitat. Cependant, dans la phase ultérieure, alors que l'WPL devenait plus saturé en meutes, les individus en dispersion ont été enregistrés dans des habitats moins adaptés.

**Principales conclusions :** Le MHS pour les loups Polonais a prédit avec une grande précision les zones occupées ultérieurement par les meutes dans la partie occidentale du pays. Une approche similaire peut également être utile pour prédire la distribution future des loups dans les plaines d'Europe centrale et occidentale où les conditions environnementales sont comparables et où les loups qui recolonisent proviennent de la même population source.

## 1 | INTRODUCTION

Bien que les **modèles d'adéquation de l'habitat** (ci-après MHS) aient été largement proposés comme outils de conservation et de gestion, en particulier pour les taxons rares et menacés

(Acevado, Cassinello, Hortal, & Gortázar, 2007 ; Brotons, Thuiller, Araújo, & Hirzel, 2004 ; Rondinini, Stuart, & Boitani, 2005 ; Zeigenfuss, Singer, & Gudorf, 2000), leur pouvoir **prédictif** pour le rétablissement des populations a rarement été testé (Cianfrani, Lay, Hirzel, & Loy, 2010). Au lieu de cela, les chercheurs se sont plutôt concentrés sur la validation des modèles en utilisant des ensembles de données indépendantes sur la présence des espèces provenant de la même population ou de populations voisines (Lauver, Busby, & Whistler, 2002 ; Leblond, Dussault, & St-Laurent, 2014), ce qui peut avoir conduit à une mauvaise adaptation des modèles aux données provenant de différentes saisons ou environnements (Kirk & Zielinski, 2009).

Parmi les prédateurs, les évaluations de l'adéquation de l'habitat les plus fréquentes concernent le loup (*Canis lupus*), tant en Eurasie (Blanco, Cortés, & Virgós, 2005 ; Corsi, Duprè, & Boitani, 1999 ; Falcucci, Maiorano, Tempio, Boitani, & Ciucci, 2013 ; Glenz, Massolo, Duonen, & Schlaepfer, 2001 ; Huck et al, 2010 ; Karlsson, Brøseth, Sand, & Andrén, 2007 ; Massolo & Meriggi, 1998) qu'en Amérique du Nord (Gehring & Potter, 2005 ; Haight, Mladenoff, & Wydeven, 1997 ; Mladenoff, Clayton, Pratt, Sickley, & Wydeven, 2009 ; Mladenoff & Sickley, 1998 ; Mladenoff, Sickley, Haight, & Wydeven, 1995 ; Mladenoff, Sickley, & Wydeven, 1999 ; Oakleaf et al, 2006 ; Potvin et al., 2005). Il s'agit d'un phénomène assez unique car il est peu probable que les espèces généralistes soient modélisées avec une grande précision (Seoane, Carrascal, Alonso, & Palomino, 2005). Sur l'ensemble de leur aire de répartition géographique, les loups habitent différents environnements : toundra, forêts boréales et tempérées, steppes et semi-déserts, et habitats transformés par l'homme à des degrés divers (Mech & Boitani, 2003). **Par conséquent, le pouvoir prédictif des MHS pour les loups a été vivement débattu** (Fechter & Storch, 2014 ; Mech, 2006a, b ; Mladenoff, Clayton, Sickley, & Wydeven, 2006). Cependant, si certains auteurs doutent du pouvoir prédictif des MHS pour les loups (Cayuela, 2004 ; Mech, 2006a), d'autres ont révélé des facteurs environnementaux qui favorisent ou entravent la présence des loups (Kaarinen, Kojola, & Colpaert, 2005 ; Llana, López-Bao, & Sazatornil, 2012 ; Thiel, 1985 ; Thurber, Peterson, Drummer, & Thomasma, 1994 ; Wydeven et al., 2001).

Aujourd'hui, la validation des MHS pour les loups est essentielle, car les loups reviennent dans des zones d'où ils avaient disparu il y a des décennies, voire des siècles. Cela se produit à la fois par une recolonisation naturelle (Chapron et al., 2014 ; Fabbri et al., 2007 ; Hayes & Harestad, 2000 ; Kojola et al., 2006 ; Wabakken et al., 2007 ; Wydeven, Schultz, & Thiel, 1995 ; Wydeven et al., 2009) et par des réinductions (Fritts et al., 1997). Ce processus s'est également produit en Pologne, où les loups sont devenus strictement protégés dans la majorité du pays en 1995 et dans tout le pays en 1998 (Mysłajek & Nowak, 2015). Grâce à la protection, la population de loups habitant l'Est de la Pologne a augmenté en nombre et a commencé à s'étendre vers les régions occidentales, d'où ils avaient auparavant disparu (Nowak & Mysłajek, 2017). Les animaux originaires de Pologne ont également fondé une population croissante en Allemagne (Czarnomska et al., 2013), et cette population de loups Germano-Polonaise occidentale (dite d'Europe centrale - voir Reinhardt, Kluth, Nowak, & Mysłajek, 2013 pour plus de détails) est en danger critique d'extinction selon les critères de l'UICN (Linnell, Salvatori, & Boitani, 2008). Le rétablissement rapide de la population de loups dans l'ouest de la Pologne (ci-après WPL) observé au cours de la dernière décennie (Nowak & Mysłajek, 2016) a créé une excellente opportunité pour la validation du MHS proposé précédemment, qui était basée sur des données de présence de loups dans l'Est du pays (Jędrzejewski et al., 2008).

Le MHS prévoyait que les habitats convenant à cette espèce couvraient environ 24% de la Pologne et pourraient accueillir une population de 1 220 à 1 720 individus, la taille de la population la plus probable étant d'environ 1 500 loups : un nombre près de trois fois supérieur aux estimations de la taille de la population Polonaise de loups au moment où le modèle a été proposé. Lors de sa préparation, le MHS original a été initialement validé à l'aide de données qualitatives historiques (1950-2006) sur la présence de loups en Pologne. Cette validation a révélé que les zones indiquées par le MHS comme convenant aux loups et celles habitées par les loups pendant au moins une décennie se chevauchaient dans 81% à 86% des cas. De plus, le nombre de décennies pendant lesquelles les loups ont habité une zone est positivement corrélé avec la qualité de l'habitat suggérée par le MHS (Jędrzejewski et al., 2008).

Dans cette étude, nous avons comparé les prédictions du MHS pour les loups dans le WPL (de Jędrzejewski et al., 2008) avec la distribution actuelle de l'espèce après 15 ans de recolonisation spontanée (Nowak & Mysłajek, 2016 ; Nowak, Mysłajek, Kłosińska, & Gabryś, 2011). Notre **hypothèse nulle** était que les loups s'installeraient dans les très bons et bons habitats indiqués par le MHS. Comme les loups choisissent des zones plutôt paisibles et éloignées des humains pour se reproduire (Theuerkauf, Rouys, & Jędrzejewski, 2003), nous nous attendions également à ce que les loups de WPL élèvent leurs petits dans les parcelles de meilleure qualité. Suivant Mladenoff et al. (2009), nous avons également anticipé que dans la phase ultérieure de rétablissement de la population, les loups s'installeraient dans des cellules avec des paramètres moins bons que dans la phase initiale de la recolonisation.

## 2 | METHODES

### 2.1 | Zone d'étude

La zone d'étude (Figure 1) couvre la partie occidentale de la Pologne (environ 136 000 km<sup>2</sup>), entre le méridien 18°48'E situé dans la partie centrale du pays et la frontière de l'État avec l'Allemagne (14°07'E) à l'ouest. Le méridien 18°48'E sépare la partie orientale de la Pologne, où les loups étaient présents de manière permanente avant 2006 (c'est-à-dire lorsque le MHS a été élaborée), de la partie occidentale, où seuls quelques loups étaient présents à cette époque. L'ouest de la Pologne a un climat continental-atlantique de transition, avec des températures moyennes de -1,1 à 0,6°C en janvier et de 18,1 à 19,5°C en juillet. Les précipitations moyennes vont de 504 à 766 mm. La couverture neigeuse persiste pendant 50-60 jours dans la partie centrale du pays, jusqu'à 40 jours dans l'WPL. La saison de végétation dure 220-240 jours (Office central des statistiques, 2015b).

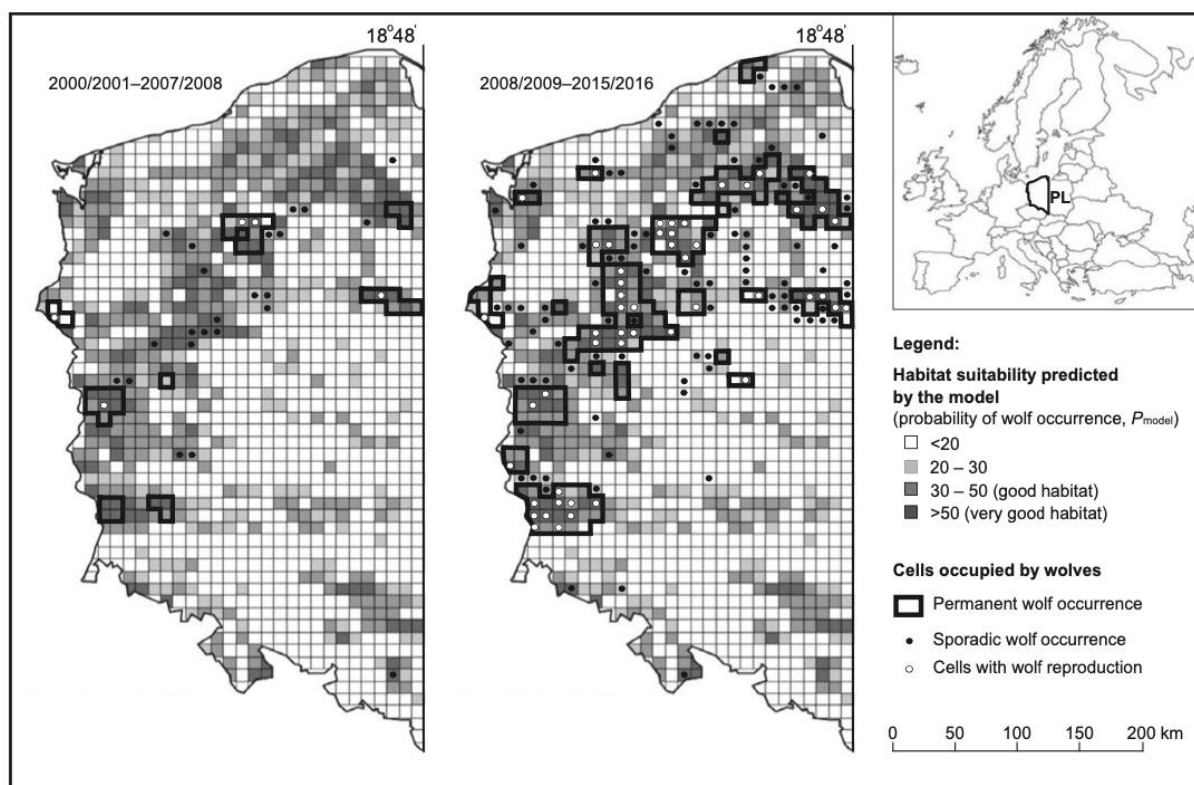
...

### 2.2 | Collecte de données sur la présence de loups

Notre étude a été menée de l'hiver 2000/2001 à l'hiver 2015/2016 au cours duquel un total de 8057 enregistrements indépendants de loups ont été collectés dans l'WPL. Les données sur l'occurrence des loups ont été recueillies principalement par le personnel de l'Association pour la nature « Wolf » ainsi que par des bénévoles, qui avaient été préalablement formés aux méthodes d'enquête sur les loups. Dès le début de l'hiver, lorsque la couverture neigeuse était présente, nous avons effectué des suivis dans la neige, en suivant les loups sur des distances allant jusqu'à 20 km et en répétant les suivis sur les mêmes territoires plusieurs fois. Le reste de l'année, nous avons parcouru un réseau dense de transects le long des routes forestières et des sentiers sablonneux pour détecter les signes de présence des loups : traces, restes de proies, grattage du sol, marques olfactives et excréments (voir Nowak & Mysłajek, 2016 pour plus de détails). Des fèces fraîches ont également été collectées

pour évaluer la composition du régime alimentaire des loups (Nowak et al., 2011), et depuis 2005 pour des analyses ADN (Czarnomska et al., 2013 ; S. Nowak & R.W. Mysłajek, données non publiées). Les emplacements de toutes les découvertes ont été enregistrés à l'aide d'un dispositif GPS portable (60CSx, Garmin, USA). Nous avons également appliqué une stimulation par hurlement pour détecter les loups (voir Llaneza, Ordiz, Palacios, & Uzal, 2005 ; Nowak et al., 2007 ; Nowak, Mysłajek, & Jędrzejewska, 2008 pour les détails) ainsi que des pièges à caméra (Trophy Cam et Trophy Cam HD, Bushnell, USA) - voir ci-dessous pour les détails.

Des données supplémentaires ont été fournies par le service forestier de l'État et les parcs nationaux, puis vérifiées sur le terrain par les auteurs ou des volontaires formés. Les informations sur le bétail tué par les loups ont été fournies par les directions régionales de la protection de l'environnement (RDEP) opérant dans chaque province. Les dommages causés par les loups étant pris en charge par l'État, les éleveurs signalent presque tous les incidents, qui sont ensuite vérifiés par le personnel de la RDEP. Les informations incidentes sur la présence de loups ont été incluses dans l'analyse uniquement si les observateurs ont fourni des photos et des vidéos adéquates de loups vivants ou morts.



**FIGURE 1.** La zone d'étude (ouest de la Pologne) divisée en cellules de  $10 \times 10$  km caractérisées par l'adéquation de l'habitat pour les loups *Canis lupus* telle que prédite par le modèle d'adéquation de l'habitat (MHS ; Jędrzejewski et al., 2008). La zone d'étude est située à l'ouest du méridien de  $18^{\circ}48'$ . La ligne en gras dénote les cellules habitées en permanence par des loups pendant au moins 1 an en 2000/2001–2007/2008 ou 2008/2009–2015/2016, et les cercles ouverts montrent les cellules où la reproduction des loups a été confirmée, tandis que les cercles noirs dénotent une présence sporadique de loups

### 2.3 Validation du MHS

Le MHS original (Jędrzejewski et al., 2008) était basée sur des données relatives à la distribution et au nombre de loups en Pologne, issues du recensement national des loups réalisé en 2000–2006, et sur des variables d'habitat extraites de la base de données CORINE sur l'occupation du sol pour les zones habitées par les loups dans la partie orientale du pays (Jędrzejewski, Niedziałkowska,

Mysłajek, Nowak, & Jędrzejewska, 2005 ; Jędrzejewski, Niedziałkowska, Nowak, & Jędrzejewska, 2004 ; Jędrzejewski, Nowak, Schmidt, & Jędrzejewska, 2002). Les données sur la **présence permanente** de loups (plus de 15 000 enregistrements de l'Est de la Pologne) ont été analysées dans une carte matricielle de la Pologne avec une grille de cellules de  $10 \times 10$  km (Figure 1). Les enregistrements uniques de loups dans les parties centrales et occidentales du pays n'ont pas été inclus dans les analyses car ils représentaient des individus disparus ou quelques meutes éphémères en recolonisation. La résolution de la grille a été adoptée en fonction des besoins en espace des loups dans les plaines de l'Est de la Pologne, **où les domaines vitaux des meutes de loups, calculés comme des polygones convexes minimaux avec 75% des emplacements annuels, sont en moyenne de 92 km<sup>2</sup>** (Jędrzejewski, Schmidt, Theuerkauf, Jędrzejewska, & Kowalczyk, 2007). Ceci est conforme aux recommandations de la Commission Européenne pour l'évaluation de l'état de conservation des espèces au titre de l'article 17 de la directive Habitats 92/43 (Commission européenne, 2006). Les cellules divisées par les frontières des états ou les bords de mer ont été incluses dans l'analyse si  $>50\%$  de leur surface était située en Pologne.

L'analyse des facteurs environnementaux affectant la distribution des loups dans l'Est de la Pologne a révélé qu'ils choisissaient des habitats avec une couverture forestière élevée, un faible nombre d'établissements humains et une faible densité de routes et de voies ferrées (Jędrzejewski et al., 2004, 2005). Par conséquent, pour la construction du MHS, toutes les cellules de  $10 \times 10$  km ont été caractérisées en fonction de leur pourcentage de surface couverte par les éléments suivants : (1) forêts, (2) zones humides et marais, (3) prairies et pâturages, (4) champs arables et (5) établissements et bâtiments, ainsi que (6) densité des routes principales (km/km<sup>2</sup>) et (7) biomasse brute des ongulés sauvages (kg/km<sup>2</sup> de forêts ; Jędrzejewski et al., 2008). Par la suite, une fonction de sélection des ressources a été utilisée pour estimer les habitats adaptés aux loups et la taille potentielle de la population dans l'ensemble du pays (Jędrzejewski et al., 2008). La probabilité de présence de loups dans chaque cellule a été calculée sur la base des enregistrements de loups (plus de 15 000) collectés en 2000-2006 dans l'Est de la Pologne (zone de présence permanente de loups). Le nombre d'enregistrements de loups (variant de 0 à 419 dans une cellule) a été transformé de façon logarithmique et exprimé en pourcentage de la valeur logarithmique maximale des enregistrements de loups dans une cellule. Cet indice de loup standardisé était proportionnel à la probabilité de présence de loups dans les cellules et a été traité comme une variable dépendante dans les modèles de régression linéaire multiple. L'ensemble de tous les modèles possibles avec les quatre caractéristiques d'habitat les plus pertinentes (pourcentage de surface couverte par des forêts, des marais, des prairies et densité des routes) comme **variables explicatives** a été classé par le critère d'information d'Akaike. Les quatre variables explicatives ont été retenues dans le modèle le plus parcimonieux. Les cellules ont été divisées en quatre groupes en fonction de leurs probabilités calculées de présence de loups ( $p_{\text{modél}}$ ) : (1) très bon ( $p_{\text{modél}} > 50\%$ ), bon (30%-50%), mauvais (20%-30%) et habitats inadaptés ( $<20\%$  ; Jędrzejewski et al., 2008). Le MHS, lors de sa préparation, a été validé en comparant les parcelles d'habitat prédites avec la distribution historique des loups en Pologne dans la seconde moitié du 20<sup>ème</sup> siècle.

Nos données sur la présence du loup dans le WPL en 2001-2016 ont été analysées dans la même carte matricielle avec une grille de cellules de  $10 \times 10$  km (1 311 cellules) et le même ensemble de variables d'habitat que le MHS original. Nous avons comparé l'adéquation de l'habitat telle que prédite par le MHS et les mesures quantitatives des variables de l'habitat dans les ensembles de cellules suivantes : (1) cellules où la reproduction a été confirmée, (2) cellules avec présence permanente de loups, y compris celles où la reproduction a été enregistrée, (3) cellules avec

présence sporadique de loups et (4) toutes les cellules de la zone d'étude. Pour l'analyse temporelle, nous avons divisé les données de présence de loups en deux sous-ensembles : (1) 2000/2001-2007/2008 - phase **précoce** de la recolonisation et (2) 2008/2009-2015/2016 - phase de recolonisation **intense** (cf. Nowak & Myslajek, 2016).

Pour les tests du MHS, nous avons considéré qu'une maille était occupée en permanence par des loups au cours d'une saison donnée (de début avril de l'année  $n$  à fin mars de l'année  $n + 1$ ), si au moins deux observations indépendantes confirmant sans ambiguïté la présence d'un couple ou d'un groupe de loups ( $\geq 2$  individus adultes) étaient collectées avec un intervalle d'au moins 4 mois entre les observations. Ces preuves étaient les suivantes : traces, excréments, marques odorantes, restes de proies de loups, tanières, observations directes, preuves génétiques et enregistrements photo et vidéo. S'il n'y avait qu'un seul signe de loups dans une cellule la deuxième année et au moins deux preuves de  $\geq 2$  individus adultes la troisième année, la cellule était également considérée comme continuellement occupée la deuxième année.

La reproduction des loups dans une cellule a été confirmée directement (par l'observation des petits, soit personnellement, soit à l'aide d'appareils photo et de caméras vidéo), par les réponses aux hurlements, ou indirectement (par l'observation des femelles dont les mamelons sont visibles pendant l'allaitement des petits, par l'enregistrement des copulations pendant la saison des amours et par les tanières fraîchement creusées à la fin de l'hiver ou plus tard). Dans la mesure du possible, dans les endroits où l'activité des petits était la plus probable (par exemple, près des tanières connues ou dans les zones centrales des territoires définis par l'accumulation des excréments - Zub et al., 2003 et Llana, García, & López-Bao, 2014), des caméras photo ou vidéo ont été installées pour confirmer la présence de la progéniture.

Les cellules ont été considérées comme des zones de présence sporadique de loups si les données collectées ne confirmaient qu'une présence à court terme d'individus solitaires, et si seules des observations uniques d'individus solitaires ou de groupes, de cadavres sur les routes ou de dommages uniques au bétail étaient enregistrées dans une cellule. **La présence sporadique de loups dans les cellules pourrait être des enregistrements d'individus dispersés ou des incursions extraterritoriales de loups occupant des zones voisines** (Ciucci, Reggioni, Maiorano, & Boitani, 2009 ; Ražen et al., 2016 ; Wabakken et al., 2007). Dans cette étude, nous avons interprété les cellules avec des enregistrements sporadiques de loups comme des visites d'individus dispersés.

Les données ont été tabulées et analysées dans MapInfo Professional (MapInfo Corporation, USA). Nous avons évalué la sélection par les loups de cellules présentant diverses probabilités d'occurrence, telles que prédites par le MHS, la couverture forestière et la densité des routes, en utilisant l'indice de sélectivité d'Ivlev,  $D$  (modifié par Jacobs, 1974) :  $D = (r - p) / (r + p - 2pr)$ , où  $r$  est la proportion de cellules parmi les cellules habitées par les loups avec une probabilité donnée d'occurrence des loups ( $p_{\text{modèle}}$ ) et  $p$  est la proportion de ces cellules dans l'ensemble de la zone d'étude.  $D$  varie de -1 (la sélection négative la plus forte) à +1 (la sélection positive la plus forte), 0 représentant une utilisation aléatoire. L'indice de sélectivité d'Ivlev a été calculé dans Statistica (StatSoft, Pologne).

Enfin, sur la base de nos enregistrements de loups collectés de 2001 à 2016, nous avons effectué une évaluation quantitative des prédictions originales du MHS pour l'WPL. **Premièrement**, dans un modèle linéaire généralisé, nous avons mis en relation la variable dépendante binomiale

(présence/absence de loup dans une cellule de grille donnée) avec les prédictions du MHS (variable indépendante). **Deuxièmement**, nous avons effectué une régression logistique multinomiale avec les prédictions du MHS comme variable indépendante et le statut du loup dans les cellules (absent, sporadique, permanent et permanent avec reproduction) comme variable dépendante (Agresti, 2002). Bien que la variable dépendante (statut du loup) ait un caractère ordinal, nous n'avons pas pu effectuer de régression logistique ordonnée car l'hypothèse d'odds proportionnels était violée (test du rapport de vraisemblance,  $\chi^2 = 32,2$ ,  $p < 0,001$  ; paquet ORDINAL ; Christensen, 2015). Ces analyses statistiques ont été réalisées sous R (R Development Core Team, 2015).

### 3 | RÉSULTATS

De l'hiver 2000/2001 à l'hiver 2015/2016, les loups ont été présents dans au moins 259 cellules (19,8%) de l'WPL, parmi lesquelles ils ont habité de manière permanente 154 (11,8%) pendant au moins 1 an, et ont été présents de manière sporadique dans les 105 autres (8,0%).

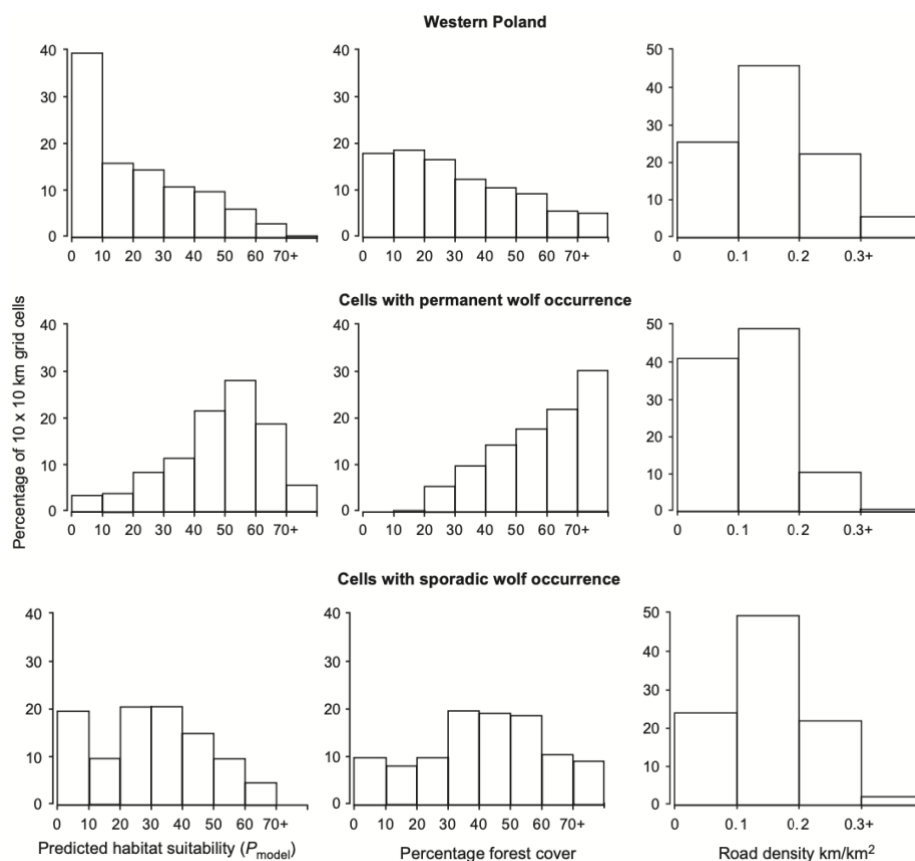
Comparé à la variation générale de l'habitat dans l'WPL, les loups se sont installés dans des zones avec des **habitats prédits** par le MHS comme étant bons et très bons (73% des cellules avec  $p_{\text{model}} > 40\%$ ), dans des cellules caractérisées par une couverture forestière élevée et une faible densité de routes (Figure 2). En effet, la sélectivité des lieux d'installation des loups augmente régulièrement avec l'augmentation de la qualité de l'habitat et du couvert forestier, et avec la diminution de la densité des routes (Figure 3). Les occurrences sporadiques de loups, qui reflètent très probablement des individus en voie de dispersion, ont été principalement enregistrées dans des habitats inadaptés et suboptimaux (71% des cellules du  $p_{\text{model}} < 40\%$ ) : ils évitent clairement les habitats les plus pauvres comme les meilleurs (Figure 3), beaucoup de ces derniers étant déjà occupés par des groupes familiaux de loups.

La valeur moyenne de l'adéquation de l'habitat du loup prédite par le MHS était significativement plus élevée ( $p_{\text{model}} = 47,7\%$ ) pour les cellules effectivement colonisées par des meutes de loups que pour toutes les cellules avec des enregistrements sporadiques de loups (29,1% ; Tableau 1). Les caractéristiques de l'habitat qui différencient significativement les cellules où les loups se sont installés de celles où ils se sont dispersés sont les suivantes : le couvert forestier, la biomasse brute des ongulés sauvages (tous deux plus élevés dans les cellules occupées en permanence), les champs arables, les établissements humains et la densité des routes (tous avec des parts plus faibles dans les cellules occupées en permanence ; Tableau 1).

Les meutes ou les paires qui se sont reproduites ont été trouvées dans 52 cellules (4,0% de toutes les cellules et 33,8% des cellules occupées en permanence) caractérisées par des valeurs significativement plus élevées de l'adéquation de l'habitat prédite par le MHS ( $p_{\text{model}}$  moyen = 55,7%), une couverture forestière plus dense et des parts nettement plus faibles d'habitats anthropiques (champs arables, zones bâties, routes ; Tableau 1). Parmi les 52 cellules où les loups se sont reproduits, 15 (28,8%) étaient situées dans des zones d'entraînement militaire actives ou désaffectées et quatre (7,7%) dans des parcs nationaux. Parmi les 10 cellules de reproduction où le couvert forestier était inférieur à 50%, six comprenaient des zones d'entraînement militaire (quatre actives, deux désaffectées).

Dans la phase initiale de la recolonisation (de 2000/2001 à 2007/2008), les cellules sélectionnées par les loups pour s'installer et celles utilisées par les loups dispersés ne différaient pas dans leurs

paramètres d'habitat (Tableaux S1 et S2). Les nouvelles cellules qui ont été occupées par des meutes ou des paires de loups au cours de la dernière phase de rétablissement de la population (2008/2009-2015/2016) ont présenté des valeurs de qualité d'habitat légèrement (et non significativement) inférieures à celles de la phase initiale. Cependant, en 2008/2009-2015/2016, les cellules avec des occurrences sporadiques de loups ont montré des indices d'adéquation de l'habitat nettement inférieurs ( $P_{\text{modél}}$  moyen = 27,7) par rapport aux cellules installées de façon permanente au cours des mêmes années (46,9%) et aux cellules utilisées de façon sporadique dans la phase antérieure (45,8%) ; elles ont également fortement diminué dans 3-5 paramètres de qualité de l'habitat (Tableau S1). Au fur et à mesure que l'WPL devenait plus saturé en meutes, les individus qui se dispersaient devaient voyager à travers des habitats suboptimaux ou même pessimaux.



**FIGURE 2.** Distribution de fréquence (%) de toutes les cellules de  $10 \times 10$  km de l'ouest de la Pologne ( $n = 1311$  cellules, ligne supérieure), des cellules avec présence permanente de loups ( $n = 154$ , milieu) et des cellules avec présence sporadique de loups ( $n = 105$ , ligne inférieure) en ce qui concerne l'adéquation générale de l'habitat telle que prédite par le modèle (colonne de gauche) et deux caractéristiques essentielles de l'habitat : le pourcentage de couverture forestière (colonne du milieu) et la densité des routes (colonne de droite) au sein des cellules. Voir le texte pour les définitions de la présence permanente et sporadique de loups

En général, nos données empiriques sur la présence des loups ont montré que le MHS original prédisait l'adéquation de l'habitat pour les loups avec une bonne précision. La probabilité qu'une cellule de la grille soit assignée comme étant occupée par des loups a augmenté de manière significative avec l'augmentation des prédictions du MHS (pente =  $6,77 \pm 0,44$ ,  $Z = 15,3$ ,  $p < 0,001$  ; Figure 4). L'augmentation des prédictions du MHS a été associée à la croissance significative des probabilités que les cellules de la grille soient considérées comme abritant des loups de façon sporadique, permanente et permanente avec reproduction, par rapport aux cellules sans enregistrement de loups (Tableau 2, Figure 4). Chaque classe a atteint sa probabilité maximale à différentes valeurs des prédictions du MHS - absence de loups à des valeurs faibles, présence

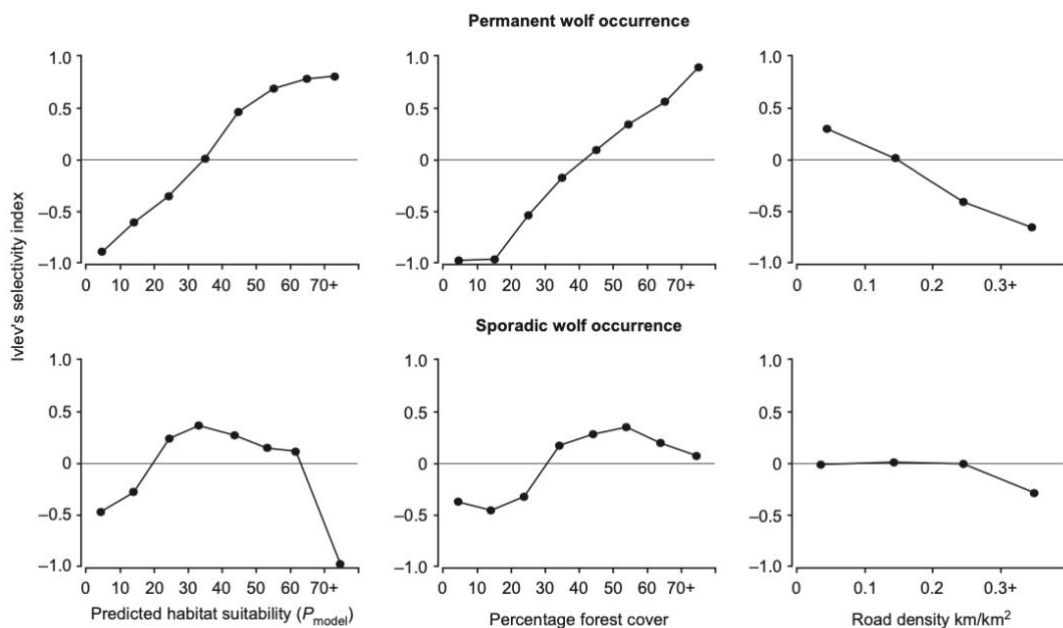


sporadique à des valeurs modérées et présence permanente sans ou avec reproduction à des valeurs élevées des prédictions du MHS (Figure 4).

**TABLE 1.** Caractéristiques de l'habitat (moyenne  $\pm$  SE, fourchette entre parenthèses) de cellules de  $10 \times 10$  km avec présence permanente de loups (toutes les cellules,  $n = 154$ ), où la reproduction a été ( $n = 52$ ) ou n'a pas été enregistrée ( $n = 102$ ), et de cellules avec présence sporadique de loups ( $n = 105$ ) dans l'ouest de la Pologne, en 2000/2001-2015/2016

Characteristics of $10 \times 10$ km cells	Cells with permanent wolf occurrence			Cells with sporadic wolf occurrence
	All	With reproduction	No reproduction	
Habitat suitability for wolves predicted by HSM	47.7 $\pm$ 1.3 (4.5-75.4)	55.7 $\pm$ 1.8**** (19.1-75.4)	43.6 $\pm$ 1.5 (4.5-71.0)	29.1 $\pm$ 1.7**** (0-66.6)
Crude biomass of ungulates (kg/km <sup>2</sup> of forest)	235.6 $\pm$ 5.9 (114.1-556.7)	243.3 $\pm$ 11.2 (123.2-556.7)	231.8 $\pm$ 6.9 (114.1-423.3)	206.9 $\pm$ 7.1** (64.0-503.9)
Forest cover (%)	59.6 $\pm$ 1.4 (19.7-94.4)	67.1 $\pm$ 2.4*** (24.9-94.4)	55.8 $\pm$ 1.6 (19.7-88.1)	41.6 $\pm$ 2.0**** (0.04-86.6)
Wetlands and marshes (%)	8.2 $\pm$ 0.4 (0-30.4)	7.9 $\pm$ 0.7 (0-19.1)	8.4 $\pm$ 0.5 (0-30.4)	6.5 $\pm$ 0.4* (0-22.0)
Meadows and pastures (%)	10.4 $\pm$ 0.8 (0.3-69.9)	11.9 $\pm$ 1.8 (0.3-69.9)	9.6 $\pm$ 0.7 (0.5-40.9)	9.1 $\pm$ 0.7 (0.8-37.0)
Arable fields (%)	19.0 $\pm$ 1.2 (0-64.7)	10.8 $\pm$ 1.6**** (0.1-48.2)	23.2 $\pm$ 1.5 (0-64.7)	37.5 $\pm$ 2.0**** (0.03-92.4)
Settlements and buildings (%)	2.8 $\pm$ 0.2 (0-13.6)	2.3 $\pm$ 0.3* (0-9.4)	3.0 $\pm$ 0.2 (0-13.6)	5.3 $\pm$ 0.6**** (0-47.3)
Density of roads (km/km <sup>2</sup> )	0.10 $\pm$ 0.01 (0-0.32)	0.08 $\pm$ 0.01** (0-0.27)	0.11 $\pm$ 0.01 (0-0.32)	0.14 $\pm$ 0.01*** (0-0.39)

L'adéquation de l'habitat pour les loups est issue du modèle de Jędrzejewski et al. (2008). La signification statistique des différences a été testée entre les cellules habitées en permanence par des loups avec et sans reproduction (la signification statistique est indiquée par des astérisques dans la colonne « avec reproduction ») et les cellules habitées en permanence et celles habitées sporadiquement par des loups (astérisques dans la colonne « occurrence sporadique »), avec un test U de Mann-Whitney. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ , \*\*\*\* $p < 0,0001$ .

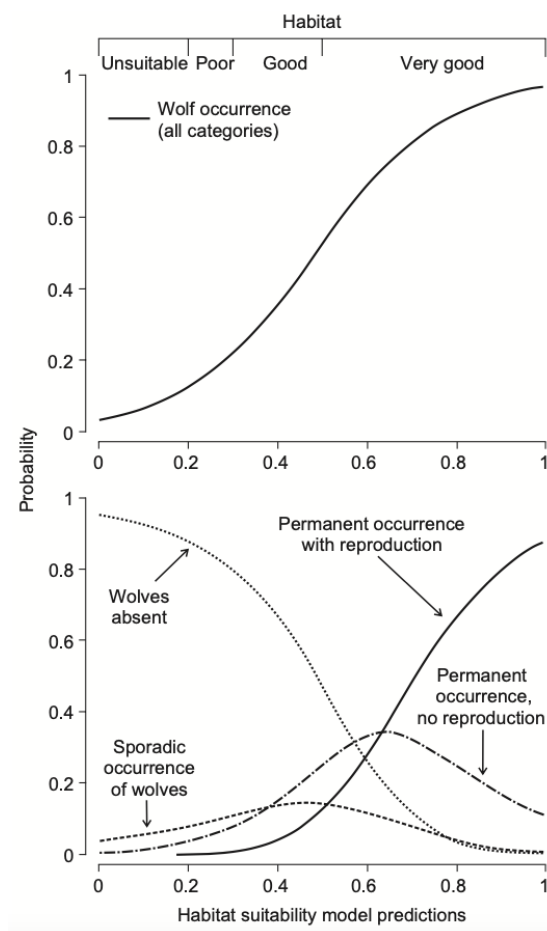


**FIGURE 3.** Sélection des loups dans les cellules avec diverses probabilités de leur présence telles que prédites par la MHS (colonne de gauche), le couvert forestier (colonne du milieu) et la densité des routes (colonne de droite), exprimée à l'aide de l'indice de sélectivité d'Ivlev,  $D$  (modifié par Jacobs, 1974) variant de -1 (évitement complet) à 1 (sélection positive la plus forte). Le calcul des valeurs  $D$  est basé sur les données de la Figure 2

## 4 | DISCUSSION

Notre étude est l'une des rares (Cianfrani et al., 2010 ; Mladenoff et al., 1999) à valider de manière croisée un MHS construit sur des données de pré-colonisation obtenues dans une zone voisine de l'aire de répartition continue du loup avec un ensemble de données de post-colonisation. Nous avons révélé que le MHS pour les loups en Pologne (Jędrzejewski et al., 2008) prédisait avec une

grande précision les zones où ces prédateurs ont fini par s'installer dans l'WPL. De plus, en accord avec nos hypothèses, les loups ont sélectionné les parcelles de meilleure qualité pour se reproduire, et dans la deuxième phase de recolonisation, lorsque certains des habitats de haute qualité étaient saturés, les loups - en particulier les individus dispersés - ont été enregistrés dans des habitats moins optimaux que dans la première phase de récupération de la population.



**FIGURE 4.** Panneau supérieur : probabilité qu'une cellule de la grille de  $10 \times 10$  km dans l'ouest de la Pologne soit trouvée occupée par des loups en 2001-2016 par rapport aux prédictions originales du MHS. Panneau inférieur : la probabilité qu'une cellule soit trouvée dans chacune des quatre classes empiriques de présence/absence de loups (absente, occurrence sporadique, permanente et permanente avec reproduction) par rapport aux prédictions du MHS. Voir le texte pour les détails statistiques

Nous sommes conscients des limites possibles de nos données. L'étude des loups dans une grande zone d'étude est une tâche exigeante, car ces carnivores possèdent de grands territoires (Jędrzejewski et al., 2007), dont l'utilisation varie dans l'espace et dans le temps (Jędrzejewski, Schmidt, Theuerkauf, Jędrzejewska, & Okarma, 2001 ; Kusak, Skrbinšek, & Huber, 2005 ; Uboni, Smith, Mao, Stahler, & Vucetich, 2015). Les meutes territoriales laissent des traces de présence abondantes (Llaneza et al., 2014 ; Zub et al., 2003) qui sont faciles à détecter même dans les zones à faible densité de population (Kojola et al., 2014). Les pièges photographiques et les stimulations par hurlements ont également permis de découvrir des loups adultes et leurs petits (cf. Galaverni et al., 2012 ; Llaneza et al., 2005). Ainsi, nous pensons que les meutes établies ont été révélées avec une assez bonne précision. Cependant, les individus dispersés sont difficiles à détecter (Ciucci et al., 2015 ; Ražen et al., 2016 ; Wabakken et al., 2007). Les observations directes de tels individus sont plus probables dans les zones intensivement utilisées par les gens, comme les routes, les environs des villages et des villes, que dans les forêts profondes. De plus, les loups solitaires, qui

ne possèdent ni compagnons ni territoires, défèquent ou urinent rarement le long des routes et des sentiers (Rothman & Mech, 1979). Par conséquent, dans notre étude, la zone de présence sporadique des loups pourrait avoir été sous-estimée et biaisée vers des habitats moins adaptés.

**T A B L E 2.** Coefficients de la régression logistique multinomiale décrivant la concordance entre la probabilité de trouver des cellules de 10 × 10 km occupées par des loups en 2001-2016 (en trois classes : sporadique, permanente et permanente avec reproduction) avec les prédictions originales du MHS

Variable class	Intercept	Coefficient ± SE	z-Value	p-Value
Sporadic	-3.19	4.01 ± 0.56	7.14	<.001
Permanent	-4.87	8.51 ± 0.70	12.15	<.001
Permanent with reproduction	-8.36	14.07 ± 1.35	10.41	<.001

Cells with no wolf records were set as a reference level.

En dépit de l'accord général sur l'importance des facteurs biologiques (biomasse des proies, disponibilité des zones de refuge, compétition interspécifique) et des facteurs liés à l'homme (routes, établissements, densité de population humaine) qui influencent la présence des loups dans l'ensemble de leur aire de répartition (Jędrzejewski et al., 2008 ; Mladenoff et al., 2009), il existe encore des différences substantielles entre les MHS proposées qui rendent leur comparaison et leur évaluation difficiles. Les loups qui se dispersent peuvent traverser des environnements hostiles, alors que l'établissement réussi de meutes, qui dépend de la formation préalable de couples (Hurford, Hebblewhite, & Lewis, 2006), a lieu principalement dans des habitats de meilleure qualité (Mladenoff et al., 2009). Par conséquent, lors de la construction d'un MHS pour les loups, il est essentiel de faire la distinction entre les prédicteurs des zones où l'espèce n'est présente que de manière générale, y compris les flotteurs, et l'aire de répartition permanente de l'espèce, où ils peuvent établir des territoires (Marucco & McIntire, 2010). Les modèles basés sur des observations de loups solitaires errant à la recherche de compagnons et de territoires libres, surtout si ces données incluaient, par exemple, des rapports médiatiques, peuvent fournir des résultats peu concluants (Fechter & Storch, 2014). De même, Cianfrani et al. (2010) ont souligné que de nombreux aspects techniques peuvent limiter le pouvoir prédictif d'un MHS, car les données des populations en voie de rétablissement doivent être recueillies sur de vastes zones, dans toutes les saisons et pendant plusieurs années.

Bien que les MHS puissent donner des suggestions précieuses pour la conservation des espèces (Bonn & Schröder, 2001 ; Buse, Schröder, & Assmann, 2007), elles sont souvent critiquées pour leurs faibles performances (Anderson et al., 2016 ; Reiley, Bednarz, & Brown, 2014). L'incohérence entre les modèles et la réalité s'explique principalement par un échantillonnage inadéquat des espèces, une gamme limitée de covariables de l'habitat, une prise en compte inadéquate de la variabilité des données, des estimations erronées des relations faune-habitat, une mauvaise interprétation des résultats et l'application du modèle à des échelles spatiales inappropriées (Barry & Elith, 2006 ; Roloff & Kernohan, 1999). Nous avons testé un MHS basé sur des données empiriques importantes et pluriannuelles concernant la présence permanente de loups, recueillies dans des zones présentant des caractéristiques biogéographiques (topographie du terrain, climat, végétation, communautés d'ongulés et densités de population, et système de gestion forestière), ainsi qu'un impact et une attitude de l'homme très similaires à la région en cours de recolonisation par les loups. Tous ces éléments ont contribué à la grande précision du MHS testé pour prédire les zones recolonisées par les loups dans l'WPL. De plus, le fait que la population de loups de l'Est du pays était la principale source de disperseurs s'installant en WPL (Czarnomska et

al., 2013) a renforcé le pouvoir prédictif du MHS pour les loups de l'WPL. Indirectement, notre étude a également attesté de la perméabilité des corridors écologiques entre l'Est et l'WPL, comme modélisé par Huck et al, (2011).

Les sites d'habitation des loups, c'est-à-dire les zones où ils mettent bas et élèvent leurs petits (tanières et sites de rendez-vous), sont généralement sélectionnés pour diverses caractéristiques de microhabitat (Capitani et al, 2006 ; Kaartinen, Luoto, & Kojola, 2010 ; Norris, Theberge, & Theberge, 2002 ; Trapp, Beier, Mack, Parsons, & Paquet, 2008) et sont situés loin des établissements humains et des routes principales, à peu près au centre de leurs territoires (Ballard & Dau, 1983 ; Theuerkauf et al., 2003 ; Unger, Keenlance, Kohn, & Anderson, 2009). De même, dans l'WPL, pour l'élevage des petits, les loups ont choisi des zones où la couverture forestière était élevée, et où la superficie des terres arables et la densité des routes étaient faibles. Lorsque les loups se sont reproduits dans des habitats à faible couverture forestière (<50%), la plupart d'entre eux (70%) étaient situés dans des zones d'entraînement militaire actives, désaffectées ou en cours de reboisement spontané par des pins et des bouleaux. Ces zones n'étaient pas décrites comme des forêts dans la base de données CORINE sur l'occupation du sol ; par conséquent, la couverture forestière réelle de ces placettes était plus élevée. En outre, l'accès du public aux zones d'entraînement militaire actives est strictement limité pendant la majeure partie de l'année. Dans les zones d'entraînement inutilisées, l'activité d'exploitation forestière était très faible en raison du jeune âge de la succession forestière et de la menace de ratés. Les zones d'entraînement militaire ont donc un rôle complémentaire important à jouer dans la conservation de la nature, y compris celle des grands carnivores (Merrill, 2000 ; Warren et al., 2007 ; Zentelis & Lindenmayer, 2015).

Les loups qui recolonisent l'WPL se sont d'abord installés dans les meilleurs habitats prédits par le MHS, alors qu'ensuite ils ont été enregistrés dans des zones de moins bonne qualité. La compétition intraspécifique est importante pour la structure spatiale des loups (Rich, Mitchell, Gude, & Sime, 2012) et leur survie (Cubaynes et al., 2014). Lorsqu'il n'y a pas de concurrence, les disperseurs ont la possibilité non seulement de choisir les habitats qui satisfont le mieux leurs besoins, mais aussi d'adapter la taille de leur territoire à la qualité des habitats locaux (Kittle et al., 2015). Jusqu'en 2016, les loups de l'WPL n'avaient pas encore saturé tous les habitats appropriés. Selon le MHS (Jędrzejewski et al., 2008), l'WPL (à l'ouest du méridien 18°48'E) possède un total de 40 600 km<sup>2</sup> de bons et très bons habitats. Au cours des 3 dernières années de notre étude, les loups ont habité en permanence 13 100 km<sup>2</sup>, soit 32% de l'habitat potentiel. En tenant compte de l'augmentation de la population observée et de la bonne survie des louveteaux (Nowak & Mysłajek, 2016), nous prévoyons que le nombre et l'aire de répartition des loups dans l'WPL vont augmenter et que, d'ici quelques années, la population pourrait habiter la majorité des zones appropriées. Cette prévision est basée sur l'hypothèse que la protection des loups en Pologne se poursuivra et que les habitats ne se détérioreront pas. Cependant, l'augmentation en cours des zones bâties, le développement rapide des infrastructures transportaires et l'augmentation du volume du trafic (Office central des statistiques, 2015b) peuvent renforcer l'impact négatif sur la survie des loups et l'intégrité des forêts dans l'WPL. Par conséquent, les modifications attendues du paysage peuvent entraver le processus de rétablissement des populations de loups (cf. Carroll, Phillips, Schumaker, & Smith, 2003) ou forcer les loups à coloniser des habitats moins adaptés.

Nous pensons que la grande précision du MHS testée pour prédire les zones recolonisées par les loups de l'WPL peut également être bénéfique pour modéliser la présence de loups dans des zones présentant des caractéristiques biogéographiques et sociales similaires aux conditions Polonaises,

par exemple, les basses terres d'Europe centrale et occidentale qui sont colonisées par des individus originaires de l'Est et de l'WPL (Andersen et al., 2015 ; Czarnomska et al., 2013). Bien que notre analyse fournisse des suggestions utiles pour les scientifiques qui tentent de construire des MHS pour les loups dans d'autres parties de l'Europe, nous exhortons à ne prendre en considération que les données des populations sources les plus probables ; les variables environnementales liées à des zones spécifiques, par exemple, la rugosité du terrain et les altitudes en montagne (Jędrzejewski et al., 2005 ; Llaneza et al., 2012) ; et les associations entre les types d'habitat et la composition du régime alimentaire et la structure génétique de la population, probablement induites par la dispersion basée sur l'habitat natal observée chez les loups (Carmichael et al., 2007 ; Pilot et al., 2006 ; Stronen et al., 2014).

## 5 | CONCLUSIONS

Notre étude a montré que les MHS, s'ils sont basés sur de grands ensembles de données de terrain, sont des outils utiles pour prédire les zones à coloniser par les loups. Les résultats de ces analyses peuvent être utilisés pour prévoir le développement de la population de loups et planifier les décisions de gestion concernant, par exemple, la déprédation du bétail, la connectivité et la protection de l'habitat. Compte tenu de la bonne adéquation de la distribution actuelle de la population de loups récupérée dans l'WPL avec le MHS construit pour les loups Polonais et parce que les loups qui recolonisent ces zones proviennent principalement de la partie basse de la Pologne et de la frontière Germano-Polonaise, nous suggérons d'utiliser une approche similaire pour prédire la distribution future des loups dans les basses terres d'Europe centrale et occidentale où les conditions environnementales sont comparables. Chez les espèces répandues qui présentent une différenciation à grande échelle en sous-populations génétiquement et écologiquement distinctes, les MHS auront le meilleur pouvoir prédictif au sein d'une même sous-population.