

Là où étaient les loups : établir des bases historiques pour le rétablissement des loups en Espagne

Animal Conservation

ZSL
LET'S WORK
FOR WILDLIFE

Animal Conservation. Print ISSN 1367-9430

doi:10.1111/acv.12814

Where wolves were: setting historical baselines for wolf recovery in Spain

M. Clavero¹ , A. García-Reyes¹, A. Fernández-Gil¹, E. Revilla¹ & N. Fernández^{2,3}¹ Departamento de Biología de la Conservación, Estación Biológica de Doñana – CSIC, Sevilla, Spain² German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig, Leipzig, Germany³ Institute of Biology, Martin Luther University Halle-Wittenberg, Halle (Saale), Germany

Résumé

Des conditions de référence sont nécessaires pour évaluer l'état de conservation des espèces, comprendre leur déclin et gérer leur rétablissement. Les **documents historiques** offrent de grandes quantités d'enregistrements d'une grande variété d'espèces, qui peuvent être utilisés pour générer des bases de référence sur l'aire de distribution historique des espèces. Nous avons rassemblé des informations sur la présence ou l'absence supposée du loup Ibérique *Canis lupus signatus* pour 6734 localités en Espagne à partir du dictionnaire géographique édité par Pascual Madoz au milieu du 19^{ème} siècle. Nous avons utilisé des **modèles de distribution probabilistes** pour estimer l'aire de répartition historique du loup avec un niveau de détail sans précédent, ce qui a permis de quantifier la réduction historique de la zone d'occupation. Les enregistrements de loups étaient largement distribués dans l'Espagne du milieu du 19^{ème} siècle, étant présents dans toutes ses provinces continentales. La probabilité d'occurrence était associée positivement à la rugosité du paysage et négativement à la densité de population humaine et à l'aptitude du paysage à l'agriculture. La zone estimée être occupée par les loups se situait entre 212 200 et 317 600 km², selon l'approche utilisée pour fixer les valeurs limites des prédictions. Nos estimations représentent une réduction moyenne de l'aire de répartition de 68% entre le milieu du XIX^{ème} siècle et aujourd'hui, ce qui entraîne la restriction actuelle de l'espèce au quadrant nord-ouest du pays. La récupération récente présumée du loup en Espagne consiste principalement en l'accumulation d'enregistrements de loups dans des zones où l'espèce avait persisté et en la recolonisation de certaines zones périphériques, mais il n'y a aucune indication d'une récupération généralisée de l'aire de distribution historique. Nous montrons que la compilation des enregistrements historiques des espèces permet de produire des scénarios de base de l'aire de répartition avec une résolution beaucoup plus élevée que celle habituellement disponible pour informer sur le statut des espèces et fixer des objectifs de rétablissement, une approche qui peut être mise en œuvre dans d'autres zones et taxons.

INTRODUCTION

Les activités humaines ont entraîné le déclin d'une myriade d'espèces dans le monde entier (Dirzo et al., 2014). Le **processus de déclin** implique des extinctions locales généralisées et des contractions des aires de répartition, au point que de nombreuses espèces persistent aujourd'hui dans des représentations miniatures de leurs distributions historiques (Morrison et al., 2007 ; Yackulic, Sanderson, & Uriarte, 2011). La mise en place d'objectifs de rétablissement des espèces nécessite de comprendre l'ampleur de ces contractions, y compris les facteurs naturels et anthropiques qui les entraînent (Sanderson, 2019). Cependant, la caractérisation des distributions

historiques est souvent insaisissable en raison de la rareté des données du passé. Le plus souvent, les aires de répartition historiques sont représentées de manière approximative en suivant des approches fondées sur des critères d'experts qui permettent peu de précision spatiale (par exemple, Morrison et al., 2007 ; Lucas, Gonzalez-Suarez, & Revilla, 2016), ce qui limite la caractérisation précise des déclin d'espèces. Lorsqu'ils sont disponibles, les registres historiques des espèces peuvent être utilisés pour produire une estimation basée sur des données des aires de répartition passées des espèces et de leurs contraintes environnementales afin de concevoir des plans de conservation mieux informés (Kang et al., 2010 ; Rodrigues et al., 2019). **Les archives historiques sont souvent abondantes pour les espèces sauvages perçues soit comme utiles, telles que les cibles de la chasse, de la pêche et de l'exploitation forestière, soit comme nuisibles, notamment les fléaux et les prédateurs (Clavero & Revilla, 2014), permettant ainsi des reconstitutions robustes de leurs aires de répartition passées.**

Les grands mammifères carnivores, avec lesquels les humains entretiennent souvent une relation conflictuelle (Treves & Karanth, 2003), font partie des groupes d'animaux pour lesquels des données historiques adéquates de distribution peuvent être disponibles (par exemple, Kang et al., 2010 ; Monsarrat & Kerley, 2018). La plupart des espèces de grands mammifères carnivores ont connu des déclin généralisés, en raison des effets combinés de la persécution directe, de l'épuisement des populations de proies et de l'intensification de l'utilisation des terres par l'homme (Ripple et al., 2014 ; Wolf & Ripple, 2017). Le loup *Canis lupus* (Linnaeus, 1758) est un exemple paradigmatique de ce processus. Bien que l'espèce soit encore distribuée dans tout l'Holarctique, elle a connu des contractions généralisées de son aire de répartition (Mech & Boitani, 2003). En Europe occidentale, la persécution directe de l'espèce a été durable et intense, entraînant un déclin généralisé et sa disparition dans plusieurs pays depuis au moins le XVI^{ème} siècle (Dufresnes et al., 2018). Le loup est actuellement une priorité de conservation pour l'Union Européenne en vertu de la directive Habitats 92/43/CEE et constitue une espèce focale des fonds « LIFE » de la Commission Européenne pour la conservation de la biodiversité (Hermoso et al., 2017). Le rétablissement du loup permettrait non seulement d'améliorer son état de conservation mais pourrait également restaurer ses rôles écologiques importants (Ripple & Beschta, 2012). Dans le contexte Européen, le rétablissement du loup introduirait un contrôle naturel des populations d'ongulés sauvages, qui atteignent souvent des densités élevées entraînant un surpâturage de la végétation naturelle (Borkowski et al., 2019) et des interactions conflictuelles avec les humains (Carpio, Apollonio, & Acevedo, 2021). Cependant, le manque de conditions de référence sur la distribution historique du loup empêche des évaluations précises du caractère favorable de son état de conservation (par exemple Trouwborst, Boitani, & Linnell, 2017) et entrave la planification et la mise en œuvre d'actions de conservation efficaces (par exemple Grilo et al., 2018).

La sous-espèce de loup Ibérique *Canis lupus signatus* a historiquement décliné dans son aire de répartition pour atteindre une aire de répartition minimale au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Petrucci-Fonseca, 1990 ; Rico & Torrente, 2000). Au Portugal, le déclin du loup est toujours en cours (Torres & Fonseca, 2016), tandis qu'en Espagne, l'espèce semble être restée dans un état plutôt stable depuis les années 1980, tant en termes de nombre de meutes que d'étendue de l'aire de répartition (Ordiz, Canestrari, & Echegaray, 2022). Ici, nous utilisons les **registres de la faune** du milieu du 19^{ème} siècle pour estimer la zone historique d'occupation du loup en Espagne comme base de référence pour évaluer l'état de conservation de l'espèce. Notre approche génère une base de référence de l'aire de répartition basée sur des données et un modèle qui permet de décrire les modèles spatiaux à long terme du déclin du loup et de fixer des objectifs de rétablissement éclairés.

Nous illustrons comment les collections de données historiques peuvent être utilisées en conjonction avec des modèles de distribution pour établir efficacement des bases géographiques de référence afin d'évaluer la gravité du déclin des espèces et de planifier des actions contribuant au retour de la vie sauvage.

MATERIELS ET METHODES

Données historiques sur le loup

Le dictionnaire géographique édité par Pascual Madoz (1846-1850 ; désormais, « le Madoz ») est un vaste ouvrage de 16 volumes et de plus de 11 000 pages, structuré en articles qui fournissent systématiquement des descriptions géographiques, historiques et statistiques de pratiquement tous les centres de population, rivières, montagnes et autres éléments topographiques d'Espagne (Clavero & Revilla, 2014 ; Clavero & Villero, 2014). Pascual Madoz était un homme politique et militaire qui a développé un fort intérêt pour les statistiques (comprises dans un sens descriptif) pendant son exil en France (1830-1832). Une fois de retour en Espagne, il a traduit un ouvrage Français sur les statistiques Espagnoles (Moreau de Jonnes, 1835) et a réalisé que la collecte de données pour produire une description précise du territoire Espagnol nécessiterait un effort collectif important. Il a donc développé une initiative de collecte de données analogue aux projets contemporains de science citoyenne, puisqu'elle impliquait la coordination de milliers d'informateurs locaux et de dizaines de correspondants régionaux (Clavero et al., 2017).

Les **ressources naturelles** faisaient partie des principaux centres d'intérêt du Madoz, et les informations les concernant étaient souvent collectées et fournies dans le dictionnaire. Le Madoz décrit les noyaux de population par le biais d'articles comportant des sections fixes, dont l'une, appelée productions (producciones), fournit souvent des informations sur la faune (principalement les espèces terrestres utiles et nuisibles et les pêcheries), ainsi que des descriptions des cultures et du bétail (Clavero & Villero, 2014). Des informations supplémentaires sur la faune sauvage sont également fournies tout au long du Madoz, de manière moins systématique, dans les articles décrivant les systèmes montagneux, les rivières et autres caractéristiques géographiques.

Nous avons compilé toutes les références au loup incluses dans le Madoz. Les informations sur les présences de loups ne doivent pas être directement additionnées à la distribution des loups en raison de différents biais spatiaux. Par exemple, comme chaque village est décrit dans un article du Madoz, la probabilité d'obtenir un enregistrement de loup est plus élevée dans les zones où la densité des noyaux de population est plus forte. **De même, il existe des différences dans la fréquence à laquelle les informateurs locaux et les correspondants régionaux ont collecté et rapporté des données sur les espèces pour les descriptions géographiques.**

Ces biais peuvent être surmontés en collectant des informations sur les absences des espèces afin de modéliser la probabilité d'occurrence et de dériver une aire de distribution imputée à partir de ces prédictions. Les références historiques explicites aux absences de loups sont rares dans le Madoz. Par conséquent, nous avons sélectionné des pseudo-absences sur la base des informations fournies pour d'autres espèces sauvages en supposant que le loup était probablement absent dans les zones où d'autres espèces sauvages ont été signalées mais pas un loup (voir Clavero & Hermoso, 2015, pour une hypothèse équivalente impliquant l'anguille Européenne, *Anguilla anguilla*). **Il s'agit d'une approximation raisonnable pour caractériser la distribution réalisée du loup au cours de notre période d'étude puisque l'espèce était, et est toujours, une espèce pertinente sur le plan socio-**

économique (Boitani, 1995), et qu'il était donc très probable qu'elle soit signalée lorsque sa présence était connue. Cependant, il est également probable que les loups n'aient pas été signalés lorsque l'espèce ou ses dommages au bétail étaient rares, ce qui pourrait conduire à une sous-estimation de la présence du loup. Les enregistrements fauniques utilisés pour générer les **pseudo-absences** de loups ont été obtenus à partir des 11 premiers volumes du Madoz. La génération de pseudo-absences à partir des informations contenues dans le Madoz garantit que les biais spatiaux seraient similaires à ceux affectant les présences de loups, étant ainsi similaire à une sélection pondérée de points de fond dans la modélisation de données de présence uniquement (Elith, Kearney, & Phillips, 2010).

Les enregistrements et les pseudo-absences de loups dans le Madoz ont été géolocalisés au centre du village ou de l'élément paysager correspondant, en utilisant Google Earth. La géolocalisation a été effectuée manuellement car les noms de lieux du 19^{ème} siècle ne coïncident souvent pas entièrement avec ceux d'aujourd'hui, ce qui introduit une incertitude dans les correspondances automatiques de lieux. Le Madoz fournit des informations sur la municipalité dans laquelle chaque village a été inclus et sur les distances aux villages voisins. Ces informations ont été consultées lorsqu'il y avait des difficultés à localiser un lieu, en raison de changements de noms, de disparitions de villages (par exemple, maintenant sous-fusionnés dans des réservoirs) ou d'autres raisons. Les enregistrements associés à de grandes unités administratives (par exemple, les provinces et les districts judiciaires) ont été exclus de nos analyses. Les enregistrements ont finalement été traduits sur une grille de 10 km couvrant l'Espagne continentale (projection ETRS89 Lambert Azimuthal Equal Area), en assignant les présences de loups aux cellules contenant au moins un enregistrement de loup géoréférencé et les **pseudo-absences** aux cellules contenant d'autres enregistrements de faune sauvage.

Variables environnementales

Pour modéliser la distribution historique du loup, nous avons utilisé un ensemble de six variables regroupées en trois blocs caractérisant : (1) la topographie ; (2) l'aptitude à l'agriculture ; et (3) la population humaine (Informations complémentaires, Tableau S1).

Les variables de topographie comprenaient l'altitude moyenne et la plage d'altitude (altitude maximale moins minimale) de chaque cellule de 10 km, calculées à partir de la carte d'élévation de l'Europe à résolution de 1 km (<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/digital-elevation-model-of-europe>).

L'aptitude des terres à l'agriculture comprenait deux variables (aptitude climatique et aptitude du sol) calculées à la suite d'une modification et d'un étalonnage dans la péninsule Ibérique du modèle mondial d'aptitude à l'agriculture proposé par Ramankutty et al. (2002). Ce modèle estime la probabilité de l'agriculture comme le produit entre l'aptitude climatique, déterminée par le nombre de degrés-jours par an et le rapport annuel entre l'évapotranspiration réelle et l'évapotranspiration potentielle, et l'aptitude du sol, définie respectivement par la densité de carbone et le pH de la couche arable. Les couches climatiques et d'aptitude des sols utilisées dans cette étude intègrent, à une résolution de 1 km, les surfaces du climat mondial et du bilan hydrique du sol ainsi que les données sur le pH et le carbone du sol à l'échelle Européenne (Fernandez et al. en prép.). Voir Informations complémentaires, Encadré S1 pour plus d'informations.

Les variables de la population humaine comprenaient la densité de population en 1857, en individus par km² (transformée en log10) et le nombre de noyaux de population par cellule. Les variables ont été calculées après avoir numérisé le recensement national espagnol de la population pour l'année 1857 au niveau des municipalités et à partir du Nomenclator espagnol, tous deux fournis par l'Institut national espagnol de la statistique (disponible sur [http:// www.ine.es](http://www.ine.es)).

Estimation de la distribution historique des loups basée sur un modèle

Nous avons estimé la probabilité de présence historique du loup en Espagne en ajustant des modèles linéaires généralisés (GLM) binomiaux avec un rééchantillonnage bootstrap. La nature de notre ensemble de données, qui ne comprend pas de visites multiples dans chaque localité, exclut l'utilisation de l'approche de modélisation de l'occupation du site, comme cela est recommandé pour les observations opportunistes de la science citoyenne (Kery et al., 2010) et les données historiques (Tingley & Beissinger, 2009). Nous avons ajusté un GLM après avoir normalisé tous les prédicteurs environnementaux et en utilisant l'échantillon complet de présences de loups et un sous-échantillon de pseudo-absences pour explorer l'ampleur relative et la précision des estimations des coefficients du modèle. Le sous-échantillon de pseudo-absences a été sélectionné au hasard pour correspondre au nombre de présences de loups, afin d'obtenir un ensemble de données équilibré (par exemple, Salas-Eljatib et al., 2018). Nous avons ensuite calculé une distribution bootstrap pour la probabilité d'occurrence dans chaque cellule et la précision des prédictions, comme suit : (1) dans chaque itération de bootstrap, nous avons sélectionné un sous-ensemble aléatoire avec deux tiers des données pour ajuster un nouveau modèle GLM et un tiers pour estimer les prédictions extrapolées du modèle ; (2) afin de transformer les probabilités du modèle en distribution prédite du loup, nous avons défini trois seuils de probabilité différents et classé les probabilités dans les occurrences et les non-occurrences prédites pour chaque seuil ; et (3) après 1000 itérations, nous avons calculé les probabilités moyennes et les écarts types bootstrapped et nous avons compté le nombre d'itérations pour lesquelles chaque cellule a été classée comme présence ou absence de loup pour chaque seuil. Les seuils reflètent différentes hypothèses sur la capacité des modèles à classer avec précision les présences et les absences de loups respectivement. Le premier seuil (ci-après classification conservatrice) correspondait à une valeur de probabilité qui maximisait à la fois la sensibilité et la spécificité. Cependant, comme nous avons plus confiance dans les enregistrements de loups que dans l'omission d'espèces dans notre ensemble de données, nous avons défini des seuils récompensant la classification correcte des présences avec des valeurs de sensibilité = 0,7 et 0,8, ci-après classifications intermédiaire et inclusive respectivement. Dans l'ensemble, cette approche nous a permis d'estimer trois plages de distribution prédites différentes selon des critères variables pour maximiser la sensibilité du modèle au prix d'une réduction de la spécificité, tout en tenant compte simultanément de l'incertitude de l'ajustement des modèles à différents sous-échantillons de données. Nous avons estimé les GLM en utilisant le logiciel statistique R v.4.2 (R Core Team, 2020). Nous avons transformé les résultats des GLM en estimations d'intervalle à travers différents seuils et calculé les estimations de précision associées avec le R-Package OptimalCutpoints (Lopez-Raton et al., 2014).

Cartographie des changements historiques dans la distribution des loups

Nous avons décrit les changements dans l'étendue de la distribution du loup en Espagne depuis le milieu du 19^{ème} siècle en comparant la taille et la configuration spatiale des estimations de l'aire de répartition de base du loup, dérivées de nos estimations de la distribution historique basées sur des modèles, et l'aire de répartition actuelle de l'espèce. La distribution actuelle était basée sur les données de l'Inventaire Espagnol des espèces terrestres (disponible sur

<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-especies-terrestres/default.aspx>), qui utilise une grille UTM de 10 km. Nous avons converti les informations fournies dans les cellules UTM à notre grille standard Européenne de 10 km en assignant les présences aux cellules de la grille Européenne qui contenaient les centroïdes des cellules avec présence de la grille UTM. Elle résulte de l'accumulation des enregistrements de loups depuis 1980 (Palomo, Gisbert, & Blanco, 2007), mise à jour uniquement en ajoutant de nouveaux enregistrements mais sans en supprimer. **Par conséquent, la distribution actuelle inclut des zones où l'espèce peut ne plus être présente et peut donc produire une surestimation de l'aire de répartition du loup.** Nous avons introduit l'incertitude dans l'aire de répartition actuelle du loup en Espagne en considérant trois approches (inclusive, intermédiaire et conservatrice, pour suivre la même classification que celle utilisée pour l'aire de répartition historique). L'estimation inclusive de l'aire de répartition inclut tous les enregistrements de loups fournis par l'inventaire des espèces terrestres Espagnoles. L'estimation intermédiaire a supprimé les enregistrements de loups de Sierra Morena, d'où l'espèce est probablement éteinte (par exemple, Lopez-Bao et al., 2018), et des Pyrénées Espagnoles, où la présence d'individus n'a pas encore produit l'établissement de meutes. L'estimation conservatrice a considéré que l'espèce était présente uniquement dans les cellules dans lesquelles la présence de meutes de loups a été confirmée lors du recensement Espagnol des loups de 2012-2014 (MITECO, 2016), comme cartographié par Saenz de Buruaga (2018).

Nous avons comparé la superficie de l'aire de répartition des loups estimée par les **approches inclusive**, intermédiaire et conservatrice dans les situations historiques (c'est-à-dire le milieu du 19^{ème} siècle) et avant l'envoi, ce qui a donné lieu à neuf comparaisons par paires. Nous avons ainsi obtenu une image de la tendance générale à long terme de l'aire de répartition du loup en Espagne au cours des 170 dernières années, tout en présentant les incertitudes associées aux estimations de la taille de l'aire de répartition.

Enfin, nous avons utilisé la carte de distribution des loups de 1970 produite par le gouvernement Espagnol afin de contextualiser les changements d'aire de répartition entre le milieu du 19^{ème} siècle et la situation actuelle. La carte de distribution de 1970 faisait partie d'une initiative visant à cartographier toutes les espèces de gibier en Espagne (appelées cartes de gibier, mapas cinegeticos) (SNPFC, 1968). Nous avons numérisé la mapa cinegetico du loup et y avons superposé la grille de 10 km, en marquant comme cellules de présence celles dont au moins 25% de la surface est incluse dans le polygone de distribution.

RESULTATS

Le loup dans l'Espagne du 19^{ème} siècle

Notre jeu de données final comprenait 6784 localités avec des informations sur la faune, dont 1506 citaient le loup et 5227 non (données brutes fournies en tant qu'informations complémentaires). L'agrégation de cet ensemble de données dans des cellules de 10 km a donné lieu à 2609 cellules (environ 60% du territoire Espagnol continental) avec des enregistrements sur la faune, dont 929 (34,3%) avaient des enregistrements sur le loup et ont donc été considérés comme des cellules de présence. Les enregistrements de loups étaient largement distribués à travers l'Espagne continentale au milieu du 19^{ème} siècle, couvrant toutes ses provinces (Fig. 1).

Le GLM a montré que la probabilité de la présence du loup était plus élevée dans les cellules avec une gamme d'altitude plus large, avec une faible aptitude à l'agriculture des sols et avec une faible

densité de population humaine (Tableau 1). L'altitude a eu un effet négatif **relativement faible** sur la probabilité de présence des loups, et l'influence du nombre de noyaux de population et de l'aptitude des sols à l'agriculture n'était pas significative. L'AUC moyenne du modèle sélectionné, basée sur les 1000 exécutions aléatoires du modèle, était de 0,66 ($\pm 0,013$ SD). Les effets combinés des facteurs topographiques et anthropiques sur la distribution des loups au 19^{ème} siècle coïncident avec les modèles rapportés sur la base de données contemporaines (par exemple, Grilo et al., 2018).

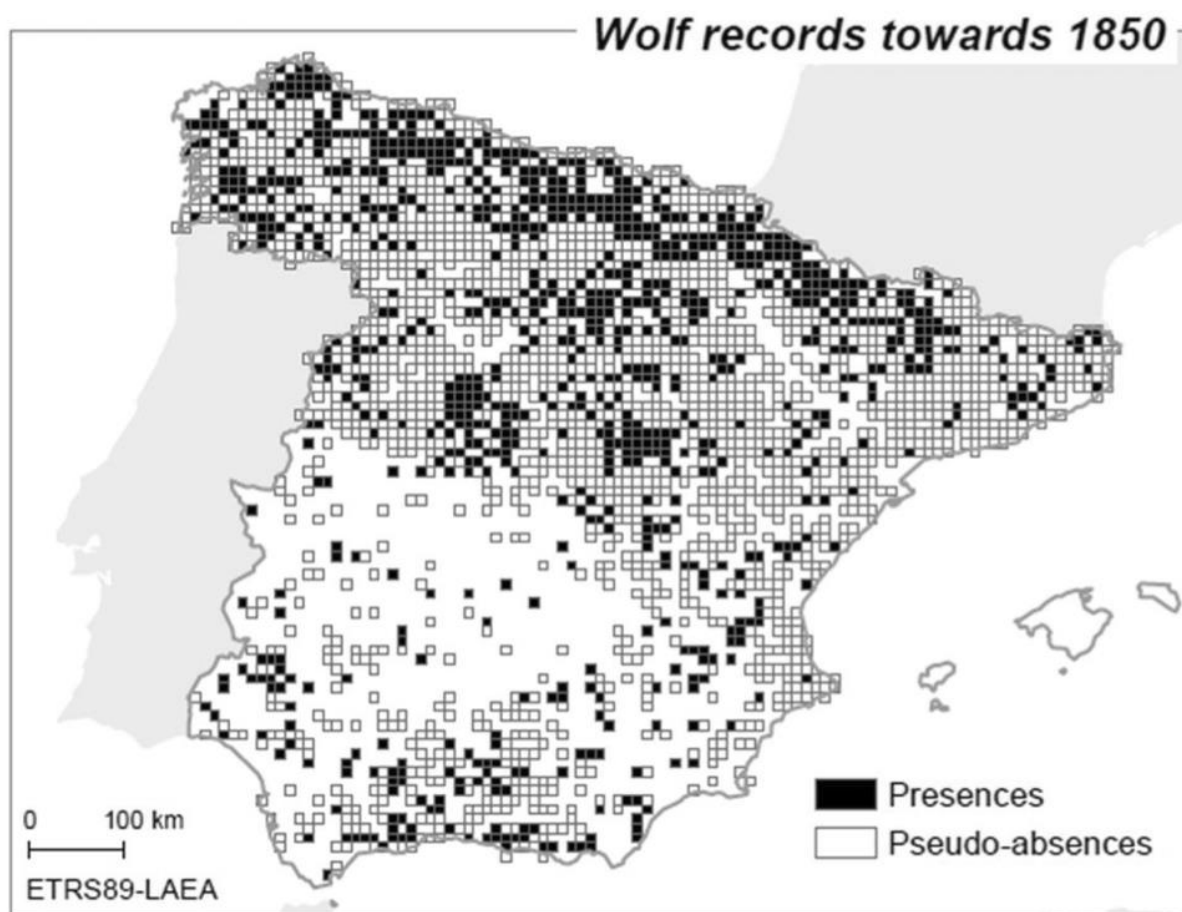


Figure 1. Distribution des 929 cellules de 1 × 1 km où la présence de loups a été signalée au milieu du 19^{ème} siècle en Espagne et des 1680 cellules utilisées comme absences de loups (zones où il y avait des informations sur la présence de la faune terrestre, mais aucune mention de loups)

Tableau 1. Résultats du modèle linéaire généralisé expliquant la présence historique du loup en Espagne

Block/variable	Coefficient estimate	SE	z-value	P
Intercept	0.006	0.048	0.126	0.90
Topography				
Elevation	-0.198	-0.082	-2.41	0.02
Elevation range	0.319	0.057	5.55	>0.0001
Human population				
Population density	-0.331	0.067	-4.92	>0.0001
Population nuclei	0.062	-0.065	0.96	0.34
Crop suitability				
Soil suitability	-0.359	0.063	-5.69	>0.0001
Climate suitability	-0.093	0.077	-1.21	0.23

La projection du modèle sélectionné à travers l'Espagne continentale a montré des variations spatiales pertinentes dans la probabilité de présence du loup, les valeurs prédites les plus élevées

étant enregistrées dans les **zones montagneuses** et à travers le sud-ouest de l'Espagne. Les résultats suggèrent qu'au milieu du XIX^{ème} siècle, l'espèce était déjà rare ou absente de plusieurs zones de l'Espagne continentale, à savoir la côte méditerranéenne, les zones centrales des deux plateaux, les zones fortement peuplées près de Madrid et les deux principales vallées fluviales (Ebro et Guadalquivir) (Fig. 2a). La zone prédite de présence du loup variait considérablement en fonction de l'approche utilisée pour identifier les seuils permettant de discerner les présences et les absences estimées, allant de 212 200 à 317 600 km² (Tableau 2). Cette zone était plus petite lorsque la sélection des seuils visait à maximiser simultanément la sensibilité et la spécificité. La fixation de valeurs de sensibilité plus élevées a permis d'obtenir des zones de présence plus grandes, au détriment de la spécificité.

Caractérisation du déclin du loup

L'estimation de l'aire de répartition actuelle du loup en Espagne varie entre 28 900 et 109 700 km², selon l'approche inclusive et l'approche conservatrice respectivement. L'estimation intermédiaire a donné une aire de 103 300 km² (Fig. 2c). Les neuf comparaisons possibles entre les estimations historiques et actuelles de l'aire de répartition des loups ont donné lieu à des diminutions spatiales allant de 48% à 91%, la moyenne étant de 68%.

L'aire de répartition actuelle du loup est concentrée dans le quadrant nord-ouest de l'Espagne. Il existe des enregistrements récents de loups dans les Pyrénées orientales, provenant apparemment de la population de loups des Alpes Maritimes Françaises (Louvrier et al., 2018), bien que ni les meutes ni la reproduction n'aient encore été confirmées. Dans tous les cas, le grand déclin du loup enregistré en Espagne depuis le milieu du XIX^{ème} siècle résulte de l'extinction de l'espèce de toutes ses zones de présence, à l'exception du quadrant nord-ouest Ibérique. Certains de ces événements d'extinction locale se sont produits récemment, depuis 1970, date à laquelle la zone de présence du loup a sans doute atteint son étendue minimale (estimée à 83 400 km² ; Fig. 2b). L'augmentation de l'aire de répartition actuelle du loup par rapport à 1970 (une **augmentation** de 23,8% par rapport à l'estimation intermédiaire de l'aire de répartition actuelle) est due à une occupation plus dense du quadrant nord-ouest du pays et malgré les extinctions locales enregistrées ailleurs.

DISCUSSION

Fixer des bases de référence pour la reconstitution

La conservation et le rétablissement des espèces doivent fixer des objectifs clairs, idéalement évaluables au moyen **d'indicateurs** spécifiques. Les lignes de base historiques peuvent être utilisées comme conditions de référence à la fois pour identifier les objectifs de conservation et pour développer les indicateurs associés (Clavero & Hermoso, 2015). Pour de nombreuses espèces et dans de nombreux contextes, les informations historiques permettent d'identifier des conditions de référence historiques pertinentes pour des aspects tels que la distribution, l'abondance, la structure d'âge des populations ou l'intensité de l'exploitation humaine (McClenachan, Ferretti, & Baum, 2012). Ne pas tenir compte des informations historiques disponibles lors de la définition des lignes de base peut impliquer l'identification d'états dégradés de l'écosystème comme souhaitables et la définition d'objectifs de conservation déclassés, un processus connu sous le nom de syndrome du changement de ligne de base (Baum & Myers, 2004). Dans le cas du loup dans la péninsule Ibérique, le risque d'établir une ligne de base décalée est clair si la situation actuelle est définie en termes d'expansion depuis les années 1970, au lieu d'un déclin depuis le 19^{ème} siècle.

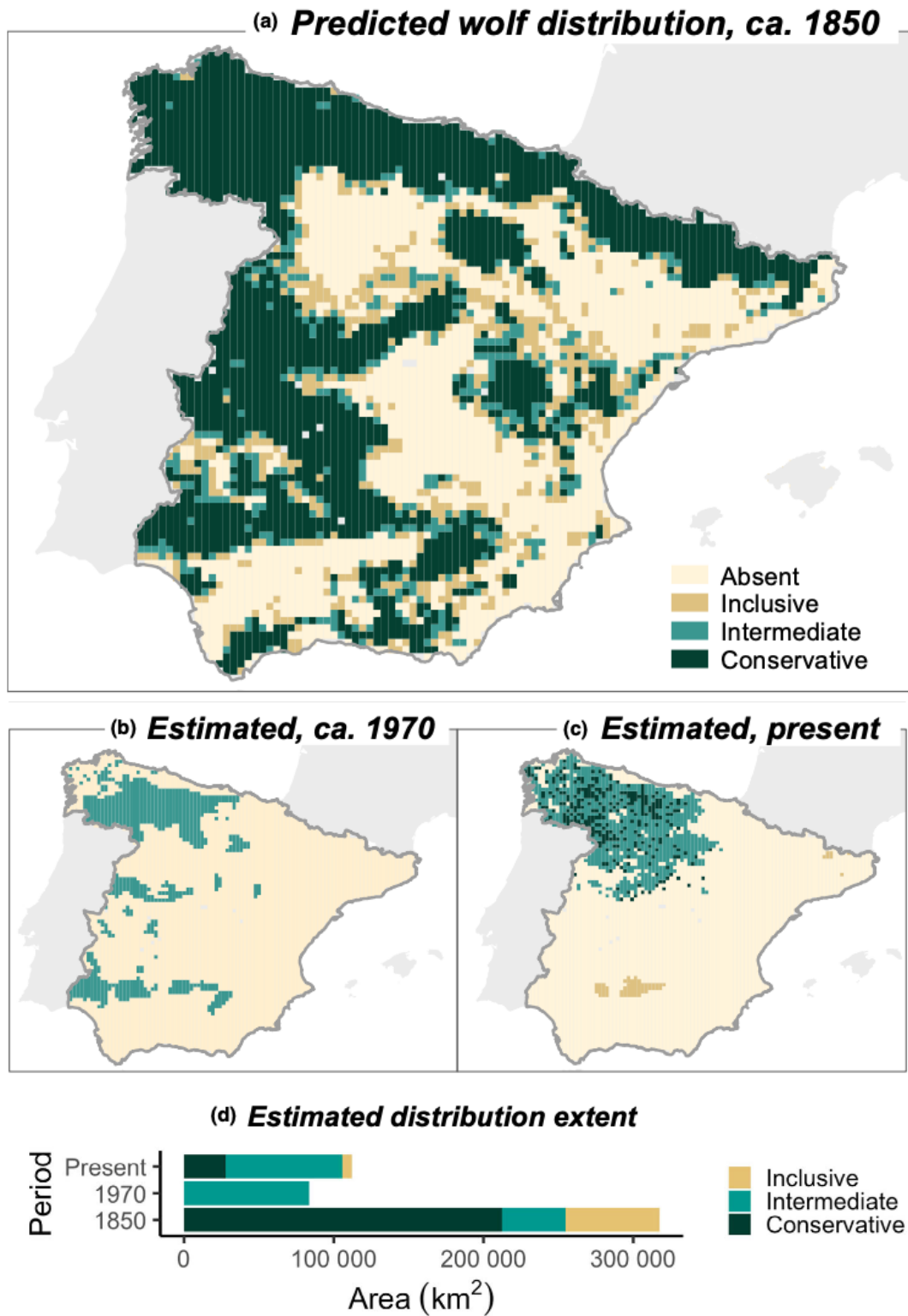


Figure 2. Évolution de l'aire de répartition du loup en Espagne. (a) Zones estimées de présence du loup au milieu du 19^{ème} siècle, générées en transformant la prédiction continue résultant du modèle présenté dans le Tableau 1 en une variable dichotomique de présence/absence par le biais de trois méthodes différentes de sélection des valeurs limites (indiquées comme inclusives, intermédiaires et conservatrices dans le Tableau 2). (b) Aire de répartition du loup en 1970, d'après la carte rapportée par l'administration Espagnole de la faune (SNPFC, 1968). (c) Aire de répartition actuelle, estimée selon trois approches : inclusive (en considérant tous les enregistrements de loups disponibles), intermédiaire (en excluant les enregistrements de la Sierra Morena et des Pyrénées) et conservatrice (en considérant uniquement les zones où des meutes de loups ont été détectées). (d) Variation de la zone estimée de présence du loup selon les périodes d'étude et les approches méthodologiques.

Tableau 2. Zone d'occurrence du loup estimée par trois approches différentes pour sélectionner les seuils à partir des estimations de la probabilité d'occurrence du modèle, et les chiffres de sensibilité et de spécificité qui en résultent. Les chiffres indiqués sont les valeurs moyennes (écart-type) de 1000 exécutions du modèle, en sélectionnant au hasard deux tiers des données pour l'ajustement du modèle et un tiers pour l'évaluation du modèle dans chacune d'entre elles

Metric	Cut-off selection approach		
	Conservative	Intermediate	Inclusive
	Sensitivity = specificity	Sensitivity ≥ 0.7	Sensitivity ≥ 0.8
Area of occurrence ($\times 10^3$ km ²)	212.2 (± 5.0)	254.9 (± 6.6)	317.6.7 (± 6.0)
Sensitivity	0.628 (± 0.011)	0.702 (± 0.002)	0.802 (± 0.002)
Specificity	0.628 (± 0.011)	0.544 (± 0.0278)	0.402 (± 0.026)

Le choix d'une période historique spécifique pour définir les lignes de base des aires de répartition est une question délicate (Alagona, Sandlos, & Wiersma, 2012), qui a été récemment débattue dans la littérature scientifique (Grace et al., 2019 ; Sanderson, 2019). Les humains ont provoqué des extinctions depuis des millénaires (McGlone, 2012), mais la séquence temporelle de ces extinctions a beaucoup varié selon les continents et les régions (Turvey, 2009 ; Bartlett et al., 2016). Cette variabilité spatio-temporelle générale se superpose aux réponses spécifiques des taxons aux activités humaines, qui peuvent entraîner le déclin de plusieurs espèces tout en favorisant d'autres (Mason et al., 2021). Différents taxons peuvent également être sensibles à différents impacts humains et à de nouvelles conditions environnementales, apparaissant à différentes périodes historiques (sociétés de chasseurs-cueilleurs, innovations néolithiques, développement industriel, intensification agricole et infrastructures modernes), ce qui complique encore le scénario (Polaina, Gonzalez-Suarez, & Revilla, 2019). En plus de ces difficultés, la disponibilité de données pour décrire les aires de répartition historiques impose d'autres restrictions à l'élection d'une période historique pour établir des lignes de base de conservation et de rétablissement pertinentes (par exemple, Boakes et al., 2010). Ainsi, bien que l'élection de périodes de référence fixes, soit à l'échelle mondiale (Akcakaya et al., 2018), soit à l'échelle régionale (Sanderson, 2019), rendrait la mesure de la récupération des aires de répartition historiques plus comparable entre les systèmes et les espèces (Grace et al., 2019), nous soutenons que cette période de référence devrait être spécifique au taxon, à la région et aux informations. La période sélectionnée serait choisie pour maximiser la qualité et la quantité des informations disponibles sur l'état des populations, leurs tendances et les **moteurs** de ces changements.

Le milieu du 19^{ème} siècle est une période raisonnable pour établir des bases de rétablissement pour le loup en Espagne pour deux raisons principales. **Premièrement**, le 19^{ème} siècle est généralement reconnu comme le début du fort déclin récent du loup dans la péninsule Ibérique (Petrucci-Fonseca, 1990 ; Blanco, Reig, & de la Cuesta, 1992). Au milieu du XIX^{ème} siècle, le loup était encore largement distribué en Espagne, après une coexistence millénaire avec les sociétés agro-pastorales (Garcia-Puchol & Salazar-Garcia, 2017). Le fait de fixer des lignes de base de rétablissement remontant à des périodes où l'homme n'était pas un **moteur** majeur de la distribution des loups, comme le suggère Sanderson (2019), pourrait ne pas fournir d'outils de gestion applicables. À cette époque, on peut dire que l'espèce était présente dans toute la péninsule Ibérique, mais les relations de cette occupation omniprésente avec les caractéristiques du paysage (par exemple, en ce qui concerne la variabilité de la densité de la population humaine) sont obscures, ce qui empêche le développement de lignes de base spatialement explicites. Nous convenons que l'établissement de lignes de base de récupération basées sur des situations antérieures aux impacts majeurs ou sur

l'ensemble de l'Holocène (Sanderson, 2019 ; Monsarrat & Svenning, 2022) peut être adéquat à l'échelle mondiale, mais cette approche peut être inapplicable à des échelles spatiales plus précises.

Deuxièmement, le dictionnaire Madoz fournit les meilleures données disponibles pour décrire la distribution historique récente du loup. Plusieurs documents historiques décrivent la population, les caractéristiques productives et environnementales de l'Espagne ou de certaines de ses parties depuis le 14^{ème} siècle et beaucoup d'entre eux incluent des enregistrements du loup et de nombreuses autres espèces (par exemple, Clavero & Villero, 2014 ; Burgoyne, 2019). Parmi elles, le Madoz est non seulement la plus complète (à la fois en termes de couverture spatiale et de disponibilité des données) mais aussi la pièce la plus récente de ce patrimoine de sources historiques. Il n'existe pas de sources de données comparables avant les enregistrements contemporains, à partir du dernier quart du XX^{ème} siècle. Le Madoz s'est révélé être une source solide pour établir des lignes de base pour les espèces en déclin en raison de la perte récente d'habitat (Clavero & Hermoso, 2015) ou du réchauffement climatique (Clavero et al., 2017). Cependant, il pourrait ne pas être une source appropriée pour identifier des objectifs de rétablissement pour des espèces telles que le lynx eurasiens *Lynx lynx* (Clavero & Delibes, 2013) ou l'ours brun *Ursus arctos* (Revilla et al., 2019), qui, au milieu du XIX^{ème} siècle, avaient déjà fortement décliné, ou plusieurs ongulés sauvages, qui sont beaucoup plus répandus actuellement qu'à cette période (Gortazar et al., 2000).

Utilisation de données de référence pour le rétablissement du loup

Nos résultats montrent que l'aire de répartition actuelle du loup en Espagne est nettement inférieure à ce qu'elle était au cours des périodes historiques récentes. La présence contemporaine de l'espèce est concentrée dans le quadrant nord-ouest du pays, en dehors duquel les loups ont presque complètement disparu depuis le milieu du XIX^{ème} siècle (Fig. 2). La distribution historique imputée après la modélisation des enregistrements de loups du Madoz permet de fixer des lignes de base pour le rétablissement, en termes d'extension de l'aire de répartition, de configuration spatiale de l'aire de répartition ou des deux.

La législation Espagnole prévoit l'utilisation de données historiques de référence pour inclure des espèces dans le Catalogue national des espèces menacées (NCTS). Plus précisément, l'un des critères établis pour classer une espèce comme **vulnérable** dans le NSTI est qu'elle a **perdu au moins la moitié** de son aire de répartition historique, qui est définie comme celle « connue au début du XX^{ème} siècle » (BOE, 2017). Décrire la répartition des loups au début du 20^{ème} siècle impliquerait de disposer de cartes de répartition détaillées ou de modéliser des données de présence à échelle fine abondantes et fiables pour cette période. Or, nous ne connaissons pas de telles données pour l'Espagne, bien qu'elles soient disponibles pour le Portugal (Petrucci-Fonseca, 1990). **La rigidité de la période établie comme référence historique dans le cadre légal, fixée comme unique pour toutes les espèces dont la conservation est préoccupante en Espagne, entrave son adaptabilité à une réalité complexe avec les nombreuses spécificités au niveau des espèces mentionnées ci-dessus** (Oficialdegui et al., 2020). Si, comme nous le suggérons ici, le milieu du 19^{ème} siècle est utilisé pour définir la ligne de base historique, l'aire de répartition actuelle correspondrait à environ 30% de l'aire historique, se situant dans 8 des 9 comparaisons possibles sous le seuil de 50%. Il y a des raisons de penser que le scénario du milieu du 19^{ème} siècle décrit ici ne serait pas très différent de la situation du début du 20^{ème} siècle. On peut soutenir que le déclin des loups s'est accéléré en raison de l'utilisation de l'empoisonnement de la faune sauvage, qui a commencé à la fin du XIX^{ème} siècle et est devenu une pratique généralisée au cours du XX^{ème} siècle (Marquez-Canas, 2015). Cabrera

(1914) considérait que les loups occupaient la majeure partie de l'Espagne, à l'exception de la côte méditerranéenne, au début du XX^{ème} siècle et l'espèce semblait encore largement répandue au milieu du XX^{ème} siècle (de Prada, 1947). Ces données suggèrent que son déclin aurait été le plus marqué au cours des décennies 1950 et 1960 (Valverde, 1971), lorsque d'intenses campagnes d'empoisonnement promues par l'administration ont également entraîné le déclin précipité de quatre espèces de vautours en Espagne (Donazar, 1993).

La fixation d'un statut de conservation ou de protection du loup en fonction de la perte de l'aire de répartition est l'utilisation la plus simple de l'aire de répartition historique de référence fournie ici. Mais les scénarios historiques de référence permettent également d'identifier des objectifs et des stratégies de rétablissement plus complexes. Par exemple, le rétablissement de l'aire de répartition pourrait être mesuré non seulement en termes de superficie totale de l'aire de répartition mais aussi en termes de rétablissement de la configuration de l'aire de répartition d'origine. L'aire de répartition du loup semble avoir augmenté au cours des dernières décennies dans le quadrant nord-ouest de l'Espagne, une tendance qui pourrait être liée à une occupation spatiale plus dense ou à l'accumulation d'enregistrements de loups, puisqu'une seule observation de loup rendrait une cellule positive. Cette deuxième possibilité est soutenue par la stabilité du nombre de meutes de loups estimé par les centres nationaux du loup depuis les années 1980. Quoiqu'il en soit, les changements récents dans l'occupation du loup n'ont pas impliqué la récupération de plusieurs zones de présence perdues depuis le 19^{ème} siècle, et même depuis la situation de 1970. En effet, l'aire de répartition de l'espèce au Portugal, qui partage la population de loups Ibériques avec l'Espagne, s'est également contractée dans la moitié nord du pays, après avoir perdu toute l'aire de répartition dans le sud au cours du XX^{ème} siècle (Petrucci-Fonseca, 1990 ; Torres & Fonseca, 2016). Des objectifs de rétablissement plus complets impliqueraient la réoccupation d'au moins une partie des zones où le loup s'est éteint (Diserens et al., 2017). Les progrès vers cet objectif pourraient être mesurés à l'aide d'indicateurs dérivés des cartes de distribution historique, tels que le pourcentage de l'aire de répartition d'origine récupérée dans des unités administratives plus petites que celle du pays (c'est-à-dire, pour l'Espagne, les régions autonomes ou les provinces). Les objectifs de reconstitution de l'aire de répartition dérivés des bases historiques devraient être complétés par des méthodes de planification de la conservation afin de donner la priorité à des habitats plus adaptés (Grilo et al., 2018), des stratégies de gestion plus efficaces (Rondinini & Boitani, 2007) et inclure explicitement les relations homme-environnement afin d'anticiper et de moduler les conflits de conservation (Ban et al., 2013).

Un hypothétique rétablissement futur de l'aire de répartition historique du loup a le potentiel d'entrer en conflit avec les pratiques actuelles d'élevage dans les zones où la mémoire de la coexistence avec les loups a été perdue (Kuijper et al., 2019). L'assimilation de l'absence de grands prédateurs comme étant la situation normale est une forme de syndrome du baseline shift, qui peut entraver le rétablissement du loup et de ses fonctions écologiques cruciales (Soga & Gaston, 2018). La production durable d'aliments doit tenir compte du potentiel de conflits sociaux dans les zones où les grands prédateurs se rétablissent, impliquer les communautés locales dans la conception de **stratégies d'adaptation** (Hansen et al., 2022) et s'attaquer aux difficultés multiformes auxquelles sont confrontées les populations rurales Européennes (Pettersson et al., 2021).

CONCLUSIONS

Nous démontrons ici comment l'extraction et l'analyse d'informations historiques peuvent produire des bases de référence robustes pour évaluer l'état de conservation du loup, qui en Espagne est clairement **défavorable**. La zone actuelle de présence du loup est beaucoup plus petite qu'elle ne l'était au milieu du 19^{ème} siècle et est concentrée dans une petite partie du pays. L'aire de référence historique fournie ici peut être utilisée pour planifier le rétablissement de l'espèce en fonction de la configuration spatiale de la zone d'occurrence. Des approches similaires pourraient être développées pour différentes régions et/ou différentes espèces, en tirant parti du riche patrimoine documentaire existant dans plusieurs régions du monde (Turvey, Crees, & Di Fonzo, 2015 ; Viana et al., 2022). Dans les régions et/ou les périodes pour lesquelles des sources écrites ne sont pas disponibles, des lignes de base informatives pour les espèces ou les systèmes naturels peuvent également être générées à partir d'autres sources, telles que des données archéologiques (McKechnie et al., 2014 ; Reeder-Myers et al., 2022), des cartes historiques (Kitazawa et al., 2022), des sources picturales (de l'art rupestre aux photographies ; Drake et al., 2011 ; Depauw et al., 2022) ou des archives naturelles (par exemple, des séries palynologiques ; Szabo et al., 2017). Les lignes de base historiques, décrites à des échelles allant du régional au mondial, peuvent et doivent devenir l'un des outils d'orientation disponibles pour l'élaboration d'objectifs de conservation en vue du rétablissement de la faune et de la flore sauvages.