

Réévaluation des unités de gestion des populations de loups en Europe centrale

Wildlife Biology 2020: wlb.00505

doi: 10.2981/wlb.00505

© 2020 The Authors. This is an Open Access article

Subject Editor: Hans Pederesen. Editor-in-Chief: Ilse Storch. Accepted 13 January 2020

Re-evaluation of the wolf population management units in central Europe

Roman Gula, Katarzyna Bojarska, Jörn Theuerkauf, Wiesław Król and Henryk Okarma

R. Gula (<https://orcid.org/000-0002-0619-5123>) and J. Theuerkauf (<https://orcid.org/0000-0002-7273-3073>), Museum and Inst. of Zoology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, Poland. – K. Bojarska (<https://orcid.org/0000-0001-7141-3118>) ✉ (katbojarska@gmail.com), W. Król and H. Okarma, Inst. of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Mickiewicza 33, PL-31-120 Kraków, Poland.

Résumé

La population de loups *Canis lupus* occupant les plaines d'Europe centrale est divisée en deux unités de gestion : la population Balte à l'Est de la Vistule et la population d'Europe centrale à l'ouest. Nous avons réévalué les arguments en faveur de cette **division** dans le contexte du rétablissement des loups en cours et de son utilité pour la gestion des loups en Pologne. Pour ce faire, nous avons 1) comparé le stade de rétablissement de chaque côté de la Vistule, 2) étudié l'histoire de la présence du loup dans l'ouest de la Pologne après la campagne d'éradication de 1955-1975, 3) évalué les corridors de dispersion, les distances de dispersion et les données génétiques pour trouver des preuves d'un isolement possible des deux populations présumées et 4) comparé les caractéristiques de l'habitat en Pologne de chaque côté de la Vistule.

La superficie totale des forêts occupées par les loups était de 56 600 km² en 2015 et a augmenté de 5340 km² jusqu'en juin 2017. Les loups de l'Est de la Pologne sont présents dans plus de zones que prévu par un modèle d'habitat, alors que les loups de l'ouest n'ont pas encore recolonisé tous les habitats appropriés. Les loups n'ont jamais disparu à l'ouest de la Vistule après la campagne d'éradication, mais leur rétablissement n'a commencé que dans les années 1980. Les zones actuellement occupées par les loups de part et d'autre de la Vistule sont reliées entre elles par des corridors de dispersion de moins de 100 km de long, et les études génétiques des populations montrent que les loups vivant dans les plaines Polonaises constituent un seul groupe génétique. Nous concluons que les loups vivant dans les plaines des deux côtés de la Vistule appartiennent à la même population, ont un statut de conservation similaire et devraient être traités comme une seule et même unité de gestion.

INTRODUCTION

Les loups *Canis lupus* sont présents dans 28 pays Européens avec une aire de répartition estimée à environ 800 000 km² (Chapron et al. 2014). Leur statut est le résultat du rétablissement général des loups en Europe, déclenché par le changement de politique à l'égard de l'espèce. Une recolonisation réussie a été possible grâce à un rendement reproductif élevé chez les loups, combiné à une dispersion sur de longues distances (jusqu'à 1000 km en ligne droite, en moyenne dans un rayon de 100 km) par de jeunes loups (Linnell et al. 2005, Kojola et al. 2006, Wabakken et al. 2007). Dans les paysages Européens dominés par

l'homme, les loups préfèrent les zones à forte couverture forestière, à faible fragmentation forestière et à faible densité de zones urbaines et de routes, où ils s'attaquent principalement aux ongulés sauvages (Jędrzejewski et al. 2004, 2008, Karlsson et al. 2007). La distribution et le nombre de loups dans l'ensemble de la Pologne ont fluctué au cours du 20^{ème} siècle, passant par exemple de 0 à 9,1 individus/100 km² dans la forêt de Białowieża, à la frontière orientale de la Pologne (Jędrzejewska et al. 1996). Persécutés de façon persistante, ils se sont rétablis pendant les périodes de guerre (Jędrzejewska et al. 1996). La dernière campagne d'éradication Polonaise a duré de 1955 à 1975 et a abouti à la quasi-extinction des loups (Okarma 1989, 1993, Jędrzejewska et al. 1996). Le gouvernement a mis fin aux persécutions et a fait passer le statut du loup de celui de nuisible à celui d'espèce gibier en 1975 (Okarma 1993). A cette époque, la population estimée de loups en Pologne était inférieure à 100 individus et leur aire de répartition était principalement limitée aux parties nord-est et sud-est du pays (Okarma 1993). En 1995, les loups ont été protégés dans la plupart des régions de Pologne, et en 1998, la protection stricte a été étendue à l'ensemble du pays (Gula 2008).

Dans les « Lignes directrices pour les plans de gestion des populations de grands carnivores » de la Commission Européenne (Linnell et al. 2008), les loups occupant les plaines Polonaises ont été divisés en deux populations séparées par la Vistule : la population d'Europe centrale et la population de la Baltique (cette dernière faisant partie de la population d'Europe du Nord-Est). Les loups de l'ouest de la Pologne et de l'Allemagne étaient considérés comme très peu nombreux (moins de 50 individus en 2008), comme ayant une distribution très fragmentée et comme étant isolés des autres zones habitées par des loups sur de grandes distances (plusieurs centaines de km) (Linnell et al. 2008). Par conséquent, les loups à l'ouest de la Vistule ont été classés comme une unité démographique distincte, appelée population d'Europe centrale (Linnell et al. 2008, Kaczensky et al. 2015). On pensait que cette population avait été extirpée par le programme d'éradication qui a duré jusqu'aux années 1970 et que son rétablissement n'avait commencé que récemment, uniquement sous l'impulsion de loups se dispersant depuis l'est de la Pologne, mais qu'il avait ensuite rapidement progressé (Jędrzejewski et al. 2008, Chapron et al. 2014, Nowak et Mysłajek 2016, 2017). Nowak et Mysłajek (2016) ont estimé qu'en 2001-2003, seuls 7 à 9 loups vivaient dans l'ouest de la Pologne (à l'exclusion de la région de Sainte-Croix) et qu'en huit ans, leur nombre est passé à 136-142 individus. En 2018, l'UICN a rétrogradé la population d'Europe centrale du statut d'espèce en danger critique d'extinction à celui d'espèce vulnérable et a estimé ses effectifs à environ 780-1030 individus (Boitani 2018).

Comme le soulignent Linnell et al. (2008), les changements dans l'aire de répartition et le statut de conservation des espèces peuvent nécessiter une révision des unités de gestion proposées. La récente croissance rapide de la population de loups en Europe (Chapron et al. 2014) suggère la nécessité d'une telle réévaluation. Pour s'assurer que des mesures de conservation et de gestion appropriées sont prises, il est urgent de fournir des informations précises et actualisées sur la structure de la population de l'espèce, l'aire de répartition, l'utilisation de l'habitat, l'histoire démographique et le processus de recolonisation.

Dans cet article, nous visons à répondre à quatre questions principales concernant le statut actuel des loups dans les plaines Polonaises : **1)** quel est le stade de rétablissement des loups dans l'ouest et dans l'est de la Pologne ? **2)** La population d'Europe centrale est-elle isolée de la population Balte ? **3)** Existe-t-il des différences considérables dans la qualité de l'habitat de

part et d'autre de la Vistule ? 4) Est-il pragmatique de diviser les loups habitant les plaines d'Europe centrale le long de la Vistule en deux unités de gestion ?

Pour répondre à la première question, nous avons évalué l'aire de répartition actuelle de l'espèce en Pologne, de part et d'autre de la Vistule. Pour évaluer et comparer le stade de rétablissement des deux populations présumées, nous avons comparé l'aire de répartition actuelle des loups avec les prédictions du modèle d'habitat proposé par Jędrzejewski et al. (2008). Nous avons supposé que pendant le rétablissement, les loups coloniseraient d'abord les parcelles d'habitat appropriées et ensuite d'autres zones moins appropriées. Nous avons également analysé les données publiées et non publiées sur la présence des loups dans l'ouest de la Pologne pour vérifier si la population de loups d'Europe centrale a une histoire démographique différente de celle de la partie Polonaise de la population de la Baltique. Nous avons examiné la deuxième question en analysant l'aire de répartition des loups, les couloirs de dispersion et la structure génétique dans le contexte de l'isolement potentiel de la population d'Europe centrale. Pour répondre à la troisième question, nous avons évalué six paramètres de l'habitat du loup de chaque côté de la Vistule. Enfin, pour répondre à la quatrième question, nous avons discuté de la validité actuelle de la délimitation de la population de loups d'Europe centrale le long de la Vistule, ainsi que des implications de cette division pour la planification de la conservation et de la gestion des loups.

Nous avons émis l'hypothèse qu'en raison du rétablissement du loup à l'est et à l'ouest de la Vistule, la population d'Europe centrale n'est plus isolée de la population de la Baltique, et que les deux populations présumées représentent actuellement un continuum, qui devrait être traité comme la même unité démographique.

MATERIEL ET METHODES

Statut actuel du loup et stade de rétablissement de chaque côté de la Vistule

Nous avons évalué la répartition actuelle des loups en Pologne en nous basant principalement sur les données collectées lors du suivi national des loups mené par l'Inspection principale pour la protection de l'environnement en 2014 (< http://siedliska.gios.gov.pl/pdf/siedliska/2013-2014/wyniki_monitoringu_zwierzat_1352.pdf >). Ces informations ont été recueillies sur l'ensemble du territoire Polonais. Les données consistent en des enregistrements de la présence de loups (pistes, excréments, animaux tués, observations visuelles) provenant de deux sources principales : 1) chaque district forestier national (178 km² de forêt en moyenne) collecté par le personnel forestier et 2) chaque terrain de chasse de l'Association Polonaise de chasse (superficie moyenne de 60 km²) collecté par les chasseurs en 2012 et 2013. Ces deux sources se chevauchent spatialement dans la majeure partie de la Pologne, à l'exception des forêts privées (environ 17% de la superficie forestière) et des terrains de chasse gérés par la Forêt d'État, pour lesquels un seul groupe a fourni des données. En outre, nous avons inclus des données sur l'aire de répartition du loup (enregistrements confirmés de l'espèce) pour la période de 2011 à 2017, collectées par la Forêt d'État, les chasseurs, les chercheurs et les travailleurs des parcs nationaux pour l'Atlas des mammifères polonais (dans des carrés de 10 × 10 km, < www.iop.krakow.pl/ssaki/Gatunek.aspx?spID=101 >), ainsi que des données sur la présence de loups provenant d'inventaires de sites NATURA 2000, réalisés en 2014-2015 et publiés dans des formulaires de données standard (<

<http://natura2000.gdos.gov.pl/datafiles> >). Nous avons calculé la taille de la zone occupée par les loups sur la base des données de présence obtenues à partir de toutes les sources pour la période jusqu'en 2015, et les nouvelles zones de présence des loups sur la base des données recueillies de janvier 2016 à juin 2017 pour l'Atlas des mammifères Polonais. Nous avons considéré les zones occupées par les loups comme toutes les forêts (codes 311, 312, 313 et 324 des cartes numériques CORINE Land Cover 2006) surface à l'intérieur d'une unité dans laquelle la présence de loups a été signalée par l'une des sources de données mentionnées ci-dessus. Nous avons comparé la zone de présence du loup en 2015 et en 2017 aux emplacements des parcelles d'habitat approprié telles que définies par Jędrzejewski et al. (2008) pour voir s'il y avait des différences dans l'ajustement du modèle de chaque côté de la Vistule. Nous avons calculé la proportion de la zone d'habitat approprié déjà occupée par les loups, et la zone dans laquelle les loups ont occupé des parcelles « non appropriées », telles que définies par Jędrzejewski et al. (2008).

Chronologie de la présence des loups à l'ouest de la Vistule entre 1971 et 2010

Nous avons examiné toutes les publications disponibles concernant la présence de loups en Pologne à l'ouest de la Vistule entre 1971 et 2010. Pour les analyses ultérieures, nous n'avons utilisé que 14 publications (listées dans le matériel supplémentaire de l'Annexe 1) qui nous ont permis d'attribuer des données sur la présence historique du loup à l'une des 19 grandes parcelles forestières (variant de 240 à 3100 km²) à l'ouest de la rivière Vistule. Nous avons également recueilli des données sur les loups observés ou abattus avant l'interdiction de la chasse (1995) auprès des bureaux principaux des districts forestiers de l'État, ce qui nous a permis d'obtenir des informations supplémentaires sur cinq complexes forestiers. Nous avons regroupé toutes les données par intervalles de cinq ans. Pour déterminer si les loups enregistrés sont des individus reproducteurs (territoriaux), nous avons divisé les données en deux catégories : **1**) des informations générales sur la présence ou l'absence de loups, des observations de loups ou de leurs traces, des individus morts (264 enregistrements), et **2**) des données indiquant la reproduction, y compris des observations de petits et de meutes de loups de plus de deux individus (46 enregistrements).

Connectivité entre les populations d'Europe centrale et de la Baltique

Nous avons identifié les zones forestières avec une présence de loups de chaque côté de la Vistule à moins de 100 km l'une de l'autre, et nous avons ensuite vérifié si elles étaient connectées à travers la rivière par des chemins de moindre coût, comme délimité pour les loups en Pologne par Huck et al. (2011). Nous avons calculé la distance la plus courte entre les parcelles de forêt occupées par les loups de part et d'autre de la Vistule le long de ces chemins à moindre coût. Nous avons examiné toutes les publications fournissant des données génétiques moléculaires sur les loups échantillonnés en Pologne et dans les pays voisins à la recherche de preuves de différences dans la structure génétique de la population entre les populations de loups d'Europe centrale et les populations de loups de la Baltique.

Qualité de l'habitat de part et d'autre de la Vistule

Nous avons évalué six variables principales de l'habitat dans les plaines situées à l'est et à l'ouest de la Vistule afin de comparer la qualité de l'habitat : la fragmentation des forêts, la proportion de zones boisées (couverture forestière), la proportion de zones humides, la proportion de prairies, la proportion de zones urbaines et la densité des routes principales. Pour limiter les analyses aux basses terres Polonaises, nous avons exclu les Carpates et les

Sudètes. Nous avons extrait des cartes numériques CORINE Land Cover 2006 (< www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/clc-2006-vector-data-version-3 >) des données sur les types d'habitats suivants : forêts (codes 311, 312, 313 et 324), zones humides (411, 412) et prairies (231, 321). Nous avons utilisé quatre mesures de fragmentation de l'habitat proposées par Jaeger (2000) : **1**) la cohérence C (la probabilité que deux animaux placés dans des zones différentes se trouvent l'un l'autre), **2**) la division du paysage D (la probabilité que deux endroits choisis au hasard dans le paysage ne soient pas situés dans la même zone non divisée), **3**) l'indice de division S (le nombre d'îlots après avoir divisé la région totale en parties de taille égale de manière à maintenir le même degré de division du paysage D) et **4**) la taille effective de la maille (la taille des zones si la région est divisée dans les conditions précédentes). Les données spatiales sur les agglomérations et les routes principales ont été obtenues auprès du Centre principal de documentation cartographique et géodésique (< www.codgik.gov.pl/index.php/zasob/baza-danych-ogolnogeograficznych.html >) et mises à jour en 2015. Toutes les analyses concernant le couvert forestier et la fragmentation, le pourcentage de zones humides et de prairies, les corridors de dispersion, la densité des routes et les zones urbaines ont été réalisées avec ArcGIS ver. 10.1 (ESRI 2012) et QGIS ver. 2.8.2 (QGIS Development Team 2016).

RESULTATS

Statut actuel du loup et stade de rétablissement de chaque côté de la Vistule

La plupart des grandes forêts de Pologne étaient déjà habitées par des loups en 2015 (Fig. 1). La présence de loups a été signalée dans 269 (53%) districts forestiers et 672 (13%) terrains de chasse. La présence de loups estimée par ces deux sources de données se chevauchait dans l'espace ; 73% des districts forestiers avec une présence confirmée de loups comprenaient des terrains de chasse avec des loups. En conséquence, seuls 2% des terrains de chasse avec présence de loups étaient situés dans des districts forestiers dans lesquels aucun loup n'avait été enregistré. La superficie totale des forêts occupées par les loups en 2015 était de 56 600 km², dont 46% étaient situés dans les plaines à l'ouest de la Vistule, et 40% dans les plaines à l'est ; le reste était situé dans les Carpates et les Sudètes. **La zone recolonisée par les loups en Pologne en 2015 englobait 126% de la zone prédite par Jędrzejewski et al. (2008) comme convenant aux loups. En particulier dans l'est de la Pologne, les loups ne se sont pas seulement installés dans toutes les parcelles appropriées définies par Jędrzejewski et al. (2008), mais aussi dans de nombreuses zones en dehors de celles-ci (Fig. 1). Ainsi, l'aire de répartition des loups dans l'est a dépassé de 60% l'aire prédite par le modèle d'habitat de Jędrzejewski et al. (2008).** Sur le côté ouest de la rivière, il y avait encore quelques parcelles d'habitat approprié pour les loups dans le centre et le nord de la Pologne (Jędrzejewski et al. 2008), qui sont restées inoccupées en 2015 (Fig. 1). Cependant, comme les loups étaient présents dans certaines parcelles en dehors des habitats appropriés prédits, la taille de l'aire de répartition actuelle des loups à l'ouest de la Vistule était très similaire à la zone prédite par Jędrzejewski et al. (2008).

Entre 2015 et 2017, les loups ont recolonisé une zone supplémentaire de 5300 km². La majorité (77%) de cette expansion s'est produite à l'ouest de la Vistule (Fig. 1, Tableau 1). Cinquante-neuf pour cent des nouvelles zones recolonisées par les loups étaient situées à l'intérieur de parcelles appropriées prédites par le modèle d'habitat de Jędrzejewski et al. (2008), et cette proportion était similaire des deux côtés de la Vistule (Fig. 1, Tableau 1).

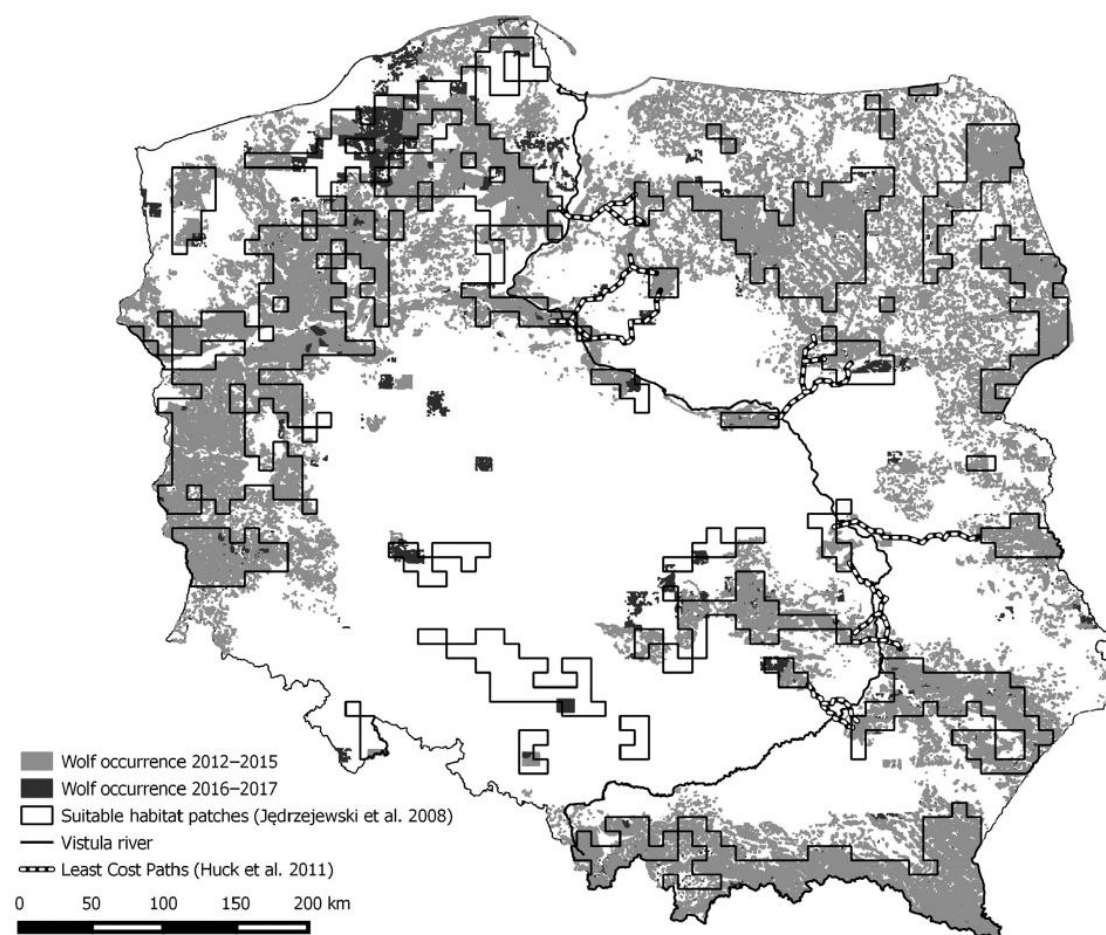


Figure 1. Forêts occupées par des loups en Pologne en 2015 et nouvelles zones de présence de loups jusqu'en 2017, parcelles d'habitat classées comme adaptées aux loups par Jędrzejewski et al. (2008) et chemins de moindre coût (Huck et al. 2011) reliant les grandes forêts habitées par des loups sur les deux rives de la Vistule

Tableau 1. Surface de forêt (km²) où l'on trouve des loups en 2015 et nouvelles zones colonisées par les loups jusqu'en 2017 à l'intérieur et à l'extérieur des parcelles d'habitat convenable (PCH) prédites par Jędrzejewski et al. (2008) en Pologne, dans les plaines et les montagnes à l'est et à l'ouest de la rivière Vistule

	Whole Poland		Lowlands west of Vistula		Lowlands east of Vistula		Sudeten Mountains		Carpathian Mountains	
	Range in 2015	New areas in 2017	Range in 2015	New areas in 2017	Range in 2015	New areas in 2017	Range in 2015	New areas in 2017	Range in 2015	New areas in 2017
Area of forest										
Area of occurrence – total	56 600	5340	26 180	4040	22 540	1010	460	50	7420	250
Area of occurrence – inside SHP	34 640	3140	17 290	2390	11 410	540	190	20	5740	180
Area of occurrence – outside SHP	21 960	2210	8890	1650	11 130	470	270	30	1670	60
SHP uninhabited by wolves	10 410		8800		1110		270		230	

Chronologie de la présence des loups dans l'ouest de la Pologne

Les loups ont été continuellement présents à l'ouest de la Vistule tout au long de la période étudiée (1971-2010, Fig. 2, matériel supplémentaire Annexe 2 Tableau A1). La zone de présence a varié dans le temps, passant de 10 des 19 complexes forestiers (53%) habités par des loups en 1976-1980 à 18 (95%) occupés en 1986-1990. Depuis 1981, les loups sont présents dans plus de 70% des parcelles forestières. La reproduction a été confirmée dans chaque intervalle de cinq ans, à l'exception de 1976-1980. Le nombre de forêts dans lesquelles les loups se sont reproduits a atteint son maximum en 1986-1990, lorsque des loups reproducteurs ont été enregistrés dans six complexes forestiers.

Dans six forêts (Drawsko, Krajenka, Tuchola, Zielona Gora, Basse-Silésie, Sainte-Croix), la présence de loups a été enregistrée à chaque intervalle de cinq ans (Fig. 2). Deux complexes forestiers (Daleszyce, Goleniow) ont été occupés pendant la période la plus courte (deux et trois intervalles de cinq ans, respectivement). La reproduction a été observée dans 10 parcelles forestières (Piaskowa, Drawsko, Krajenka, Bydgoszcz, Notec, Rzepin, Zielona Gora, Basse-Silésie, Sainte-Croix, Daleszyce). C'est dans les forêts de Piaskowa, de Notec et de Basse-Silésie que la reproduction des loups a été le plus souvent enregistrée (cinq des huit intervalles de cinq ans).

Soixante-quatorze loups ont été légalement abattus ou trouvés morts à l'ouest de la Vistule entre 1971 et 2010. Des loups morts ont été enregistrés dans chaque intervalle de cinq ans et dans chaque complexe forestier, à l'exception des forêts de Gorzow et de Krajenka (matériel supplémentaire, Annexe 2, Tableau A2). La plupart des loups morts ont été enregistrés dans les années 1980, lorsque les loups étaient encore un gibier. Le nombre le plus élevé de loups morts a été enregistré dans la forêt de Notec.

Connectivité entre les populations d'Europe centrale et de la Baltique

Distance et corridors de dispersion

Il y a 11 grandes forêts occupées par des loups à proximité de la Vistule, qui sont reliées de part et d'autre de la rivière par neuf corridors de dispersion des loups (chemins à moindre coût) (Huck et al. 2010, 2011, Fig. 1). Les distances les plus courtes entre les grandes parcelles forestières occupées par les loups de part et d'autre de la Vistule, calculées le long des corridors de dispersion, vont de 2 à 83 km ($n = 9$, moyenne 47 km).

Données génétiques moléculaires sur la structure de la population de loups

Dans une étude à l'échelle Européenne, Pilot et al. (2010) ont détecté 27 haplotypes de loups (ADNmt 230 bp fragment HV1 région). Les deux haplotypes trouvés à l'ouest de la Vistule sont également présents en Europe du Nord et de l'Est. Dans une étude sur les loups Polonais qui a analysé la région HV de l'ADNmt (333 échantillons, 33 à l'ouest de la Vistule), il n'y a pas eu de regroupement à l'est et à l'ouest de la Pologne (Pilot et al. 2010). Les résultats des analyses de 11 loci microsatellites de loups par Czarnomska et al. (2013) n'ont pas non plus montré de différenciation génétique au sein des loups habitant les plaines Polonaises. De même, les analyses de 67 marqueurs de polymorphisme nucléotidique simple (SNP) ont indiqué que les loups occupant les plaines Polonaises, y compris les zones situées à l'ouest de la Vistule, appartenaient au même groupe que les loups du nord-est de l'Europe, y compris la Finlande (Stronen et al. 2013). Par conséquent, ni les analyses basées sur l'ADNmt ni celles basées sur les marqueurs nucléaires n'ont indiqué une division génétique entre les loups occupant les plaines de l'est et de l'ouest de la Pologne.

Qualité de l'habitat de part et d'autre de la Vistule

Les plaines Polonaises situées à l'ouest et à l'est de la Vistule sont couvertes de 54 700 km² et 31 000 km² de forêts, respectivement. Les quatre mesures de la fragmentation de l'habitat (cohérence, division du paysage, indice de division et taille effective des mailles) indiquent toutefois que les forêts sont moins fragmentées à l'ouest de la Vistule (Tableau 2). Par rapport à l'est, dans les basses terres à l'ouest de la Vistule, les forêts sont divisées en parcelles moins nombreuses mais plus grandes.

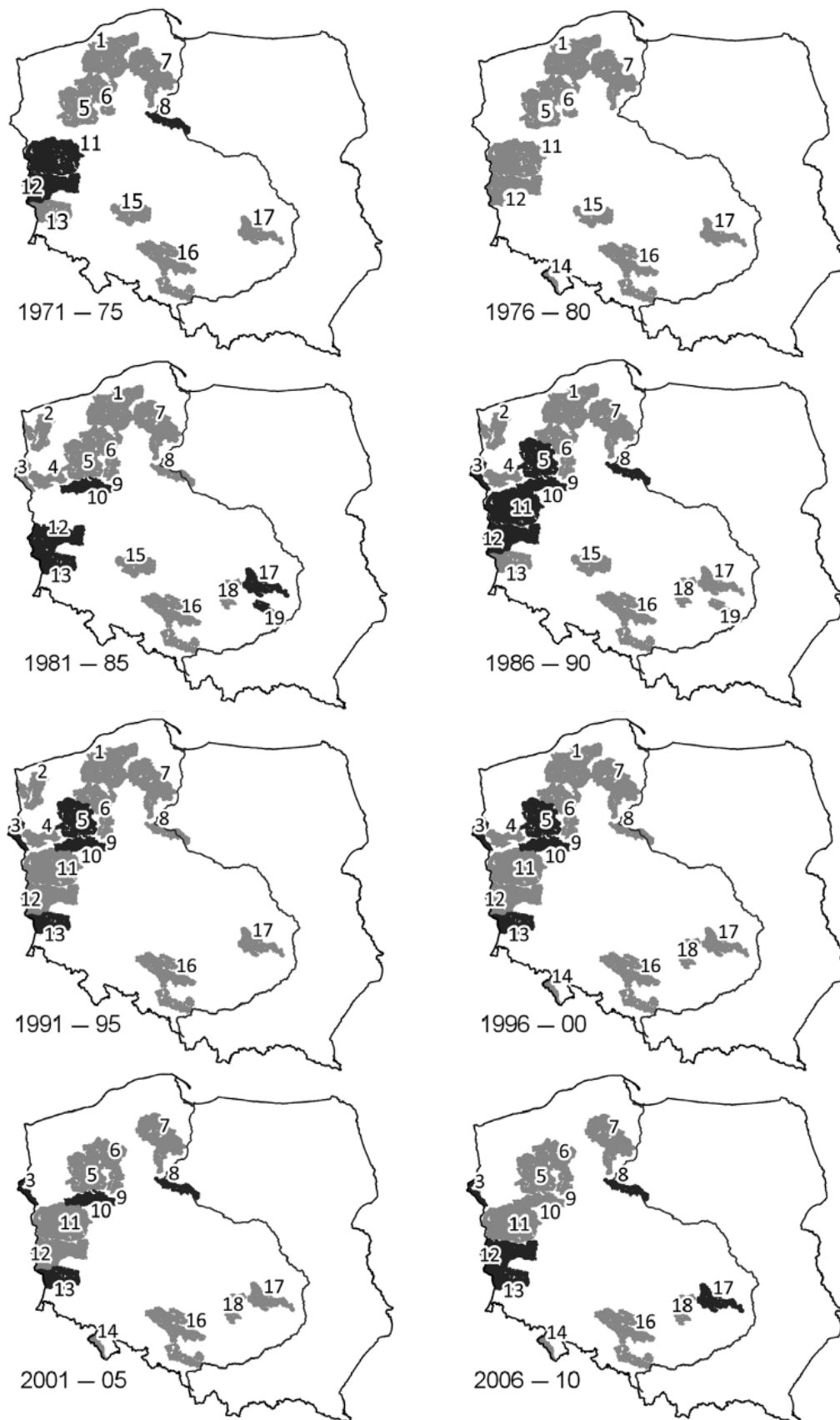


Figure 2. Enregistrements publiés de la présence et de la reproduction des loups dans 19 grands complexes forestiers en Pologne à l'ouest de la Vistule (ligne noire) en 1971-2010. Gris clair : loups présents, gris foncé : loups reproducteurs. Zones forestières : (1) Slupsk, (2) Goleniow, (3) Piaskowa, (4) Gorzow, (5) Drawsko, (6) Krajenka, (7) Tuchola, (8) Bydgoszcz, (9) Sarbia, (10) Notec, (11) Zielona Gora, (12) Rzepin, (13) Basse-Silésie, (14) Monts Sudètes, (15) Milicz, (16) Silésie, (17) Sainte-Croix, (18) Przedborz, (19) Daleszyce

Tableau 2. Comparaison des paramètres de l'habitat du loup dans les basses terres de l'ouest et de l'est de la Pologne

Habitat parameter	West of the Vistula river	East of the Vistula river
Total area (km ²)	171 725	114 251
Forest area (%)	31.9	27.1
Wetland area (%)	0.7	2.2
Grassland area (%)	7.8	10.9
Major road density (km km ⁻²)	0.17	0.14
Urbanised area (%)	7.4	5.9
Forest fragmentation:		
Coherence	0.0054	0.0007
Landscape division	0.995	0.999
Splitting index	183.64	1431.25
Effective mesh size (km ²)	935	80

DISCUSSION

Statut actuel du loup et stade de rétablissement de part et d'autre de la Vistule

Aujourd'hui, les loups occupent la plupart des zones forestières des plaines Polonaises à l'ouest et à l'est de la Vistule, et leur aire de répartition totale s'étend. En 2015, l'aire de répartition des loups dans les plaines était déjà 26% plus grande que la zone prévue pour les loups (Jędrzejewski et al. 2008). La zone de présence du loup et le degré de fragmentation de l'habitat sont similaires de part et d'autre de la rivière. Cependant, l'aire de répartition des loups comparée aux parcelles d'habitat approprié définies par Jędrzejewski et al. (2008) confirme que les loups se trouvent à des stades différents du processus de rétablissement de chaque côté de la Vistule. Dans l'est de la Pologne, les loups occupent de vastes zones d'habitat moins approprié et leur aire de répartition s'est étendue au cours des deux dernières années quatre fois moins que dans l'ouest. **Cela montre que la recolonisation des loups dans l'est de la Pologne est plus avancée que dans l'ouest.** Le stade avancé du rétablissement des loups dans l'est de la Pologne est probablement le résultat d'une distance plus courte par rapport à la grande population source en Europe de l'Est, où les loups ont toujours persisté malgré les campagnes d'éradication (Stronen et al. 2013). De plus, certains complexes forestiers de l'ouest de la Pologne restent inoccupés, très probablement en raison de leur isolement par rapport à d'autres parcelles d'habitat appropriées déjà recolonisées par les loups, comme le montre l'absence de chemins de moindre coût (Huck et al. 2011). Ainsi, alors que le modèle d'habitat semble bien prédire les premiers stades de la recolonisation dans l'ouest de la Pologne, il est moins précis pour prédire les derniers stades du rétablissement des loups. **Un schéma similaire a été observé dans le Wisconsin, où la prédiction par un modèle d'adéquation de l'habitat de Mladenoff et al. (1995, 1999) et Mladenoff et Sickley (1998) développé pendant une phase précoce de recolonisation des loups, ne correspondait pas à un stade ultérieur de recolonisation** (Mech 2006). Les campagnes d'éradication limitent généralement la présence des loups aux zones sauvages, car ce sont les seuls endroits où les loups peuvent éviter les persécutions (Mech 2006). Au cours de la phase initiale de rétablissement après les campagnes d'éradication, les loups ont tendance à se répandre à partir de ces zones centrales dans des zones similaires de nature semi-sauvage (Kojola et al. 2006). Par conséquent, les modèles d'adéquation de l'habitat du loup peuvent échouer à prédire les phases ultérieures de rétablissement dans une population non persécutée (Mech 2006, 2017). En outre, la sélection des données d'entrée et des techniques de modélisation peut avoir une influence importante sur le résultat des modèles d'adéquation de l'habitat, en particulier dans le cas des généralistes de l'habitat comme les loups (Fechter et Storch 2014).

Dans cette étude, les données sur la présence des loups provenaient de plusieurs sources, qui se chevauchaient dans l'espace et étaient collectées dans des unités de taille similaire ou plus petite que les domaines vitaux des loups (Okarma et al. 1998). Ceci a permis d'augmenter les chances de détection et de minimiser l'influence des fausses données d'absence. Cependant, les loups qui recolonisent des zones après de longues périodes d'absence ne sont souvent pas détectés parce que les forestiers et les chasseurs locaux ne connaissent pas les signes de leur présence ou n'y prêtent pas attention (Okarma et al. 2011). En outre, certains loups peuvent être des solitaires se dispersant sur de longues distances, ce qui les rend encore plus difficiles à détecter, par exemple en raison de leur comportement discret et de leur vitesse de déplacement plus élevée (Gula et al. 2009).

Chronologie de la présence des loups dans l'ouest de la Pologne

Malgré la dernière campagne d'éradication menée par l'État, les loups n'ont jamais été totalement exterminés de l'ouest de la Pologne après la Seconde Guerre mondiale. Des signes de présence de loups, des individus morts et des preuves de leur reproduction ont été enregistrés tout au long des années 1970 et 1980. Cela démontre que les loups ont survécu mais qu'ils n'ont pas été détectés dans de nombreuses régions des plaines occidentales en raison de leur faible densité et du manque d'observateurs formés à la recherche de signes de présence et de reproduction des loups. Ceci est particulièrement probable dans certaines des grandes zones forestières de l'ouest de la Pologne (par exemple la forêt de Drawsko, Fig. 2), qui ont été utilisées après la Seconde Guerre mondiale par l'armée comme zones d'entraînement, et où l'on connaissait peu de choses sur le statut de la faune sauvage. La présence de loups en Allemagne durant cette période semble confirmer cette observation ; 20 loups morts ont été enregistrés entre 1948 et 1990 dans le nord-est de l'Allemagne (Reinhardt et Kluth 2007), et au moins certains d'entre eux étaient probablement des disperseurs de l'ouest de la Pologne, car les distances médianes de dispersion en ligne droite sont de 99 km (Kojola et al. 2006).

Les données que nous avons rassemblées ont montré que le rétablissement des loups dans l'ouest de la Pologne a commencé au début des années 1980, et non en 1998, comme le suggèrent Nowak et Mysłajek (2016, 2017). Cependant, le rétablissement des loups dans l'ouest de la Pologne a progressé plus lentement que dans l'est de la Pologne, en raison de plus grandes distances par rapport à la population source et en raison de nombres initiaux plus faibles. Ce schéma de rétablissement plus lent est caractéristique des sous-populations périphériques (Reinhardt et Kluth 2007). En outre, la chasse au loup et d'autres formes de mortalité causée par l'homme ont probablement ralenti l'expansion des loups au cours des 20 premières années de leur rétablissement (matériel supplémentaire, Annexe 3). Le fait que les loups ne se soient jamais éteints dans l'ouest de la Pologne jette un nouvel éclairage non seulement sur la chronologie du rétablissement de l'espèce, mais aussi sur ses mécanismes potentiels. Nos résultats suggèrent que la dispersion sur de longues distances depuis l'est de la Pologne n'a pas été le seul **moteur** du rétablissement des loups à l'ouest de la Vistule, comme l'ont proposé Nowak et Mysłajek (2016). **Au lieu de cela, un modèle diffus de dispersion, complété par des disperseurs à longue distance, est le scénario le plus probable pour le rétablissement des loups dans l'ouest de la Pologne, similaire à celui d'autres zones recolonisées par les loups** (Fritts 1983, Gese et Mech 1991, Kojola et al. 2006, 2009).

Connectivité entre la population d'Europe centrale et la population de la Baltique et qualité de l'habitat

Des **corridors** de dispersion relient les deux populations présumées en plusieurs endroits le long de la Vistule, ce qui indique qu'il n'y a pas de barrières susceptibles d'entraver sérieusement la dispersion à travers le fleuve. La population de loups d'Europe centrale n'est plus isolée par la distance, car les distances que les loups doivent parcourir entre les zones occupées de part et d'autre de la Vistule sont inférieures aux distances habituellement parcourues par les loups en dispersion (Kojola et al. 2009). De plus, l'aire de répartition des loups est continue des deux côtés de la Vistule dans certaines régions du nord et du centre de la Pologne. Dans le nord de la Pologne, il existe même un habitat occupé par les loups qui s'étend de l'ouest à l'est de la frontière. Il a été démontré que les loups qui se dispersent utilisent cet itinéraire même vers l'est (Reinhardt et Kluth 2016). Ces résultats sont soutenus par des études moléculaires, qui n'ont pas montré de structuration génétique différentielle à travers les plaines Polonaises (Pilot et al. 2010, Czarnomska et al. 2013, Stronen et al. 2013).

Nous avons démontré que la qualité de l'habitat du loup dans l'est et l'ouest de la Pologne est au moins similaire en ce qui concerne le couvert forestier et la fragmentation, mais que la qualité de l'habitat dans l'ouest est légèrement inférieure en termes de degré d'urbanisation et de densité des routes. En outre, les parcelles d'habitat adaptées aux loups dans l'ouest de la Pologne sont plus grandes et supportent une biomasse plus importante d'ongulés (Jędrzejewski et al. 2008). Les loups des deux côtés de la Vistule occupent des parcelles forestières qui sont toutes suffisamment grandes pour accueillir plusieurs meutes, et ces parcelles sont interconnectées par des corridors de dispersion, qui assurent un flux génétique bidirectionnel, comme le montrent les itinéraires de dispersion des individus radiopistés (Reinhardt et Kluth 2016).

Division entre la population d'Europe centrale et la population de la Baltique

Les résultats que nous présentons dans cette étude indiquent que la division des populations de loups le long de la Vistule, telle que proposée par les lignes directrices de la Communauté Européenne (Linnell et al. 2008) et adoptée plus tard par Chapron et al. (2014), Nowak et Myslajek (2016) et Hindrikson et al. (2017), bien qu'appropriée au début des années 2000, devrait maintenant être réévaluée en raison de l'avancée du rétablissement des loups. Actuellement, les deux populations présumées représentent un continuum en termes d'aire de répartition, de structure génétique, de caractéristiques de l'habitat et de régimes de gestion. Elles habitent des forêts domaniales gérées de manière similaire et il n'y a pas de différences climatiques prononcées entre les deux zones (Okarma et al. 2011). Ils partagent également une histoire démographique, des schémas de recolonisation et un statut de conservation communs. **La seule différence entre les loups à l'est et à l'ouest de la Vistule est que les loups de l'ouest sont à un stade de rétablissement plus précoce, lié à la distance avec la population source en Europe de l'Est.** Sur le territoire de la Pologne, nous ne voyons pas la nécessité de créer trois zones de gestion, mais seulement deux, les plaines et les Carpates, qui se distinguent par la génétique de leurs populations, les conflits avec les humains et les caractéristiques de leur habitat (Pilot et al. 2010, Czarnomska et al. 2013, Stronen et al. 2013). Deux zones seraient également plus pratiques du point de vue de la gestion des loups au niveau de l'État pour la planification et la présentation de rapports à la Commission Européenne. Bien que les loups de l'ouest de la Pologne semblent généralement être dans une phase de rétablissement plus précoce, il y a des variations considérables dans le statut

des petites sous-populations de loups (c'est-à-dire des loups occupant différentes parcelles de forêt) des deux côtés de la Vistule. Par conséquent, différents scénarios de gestion applicables dans certaines zones des deux côtés ont été discutés au niveau national (Okarma et al. 2011). A notre avis, un tel zonage à échelle fine ajusté au statut des sous-populations locales, à la structure de l'habitat et au niveau de conflit entre le loup et l'homme est actuellement une stratégie de gestion plus appropriée que la division générale le long de la Vistule. C'est pourquoi nous plaçons en sa faveur au niveau national.

Au niveau Européen, nous pensons qu'il n'y a actuellement aucune raison de diviser la population de loups occupant les plaines d'Europe centrale en deux unités de gestion. Cependant, le rétablissement actuel des loups en Allemagne, au Danemark, en Belgique et aux Pays-Bas peut créer la nécessité de délimiter de nouvelles unités de gestion des sous-populations qui unifient les zones à un stade précoce de recolonisation, qui sont plus vulnérables à la mortalité humaine et aux perturbations. Dans ce cas, la frontière entre les unités de gestion actuelles d'Europe centrale et de la Baltique devrait être déplacée vers l'ouest (et peut-être renommée unité de gestion des loups d'Europe occidentale), tandis que les loups occupant l'ouest de la Pologne et peut-être l'est de l'Allemagne devraient être incorporés dans l'unité de la Baltique. Ainsi, nous proposons que la division de la métapopulation d'Europe centrale et de la Baltique en unités de gestion soit réévaluée par la Commission européenne sur la base des données de population actuelles, après consultation d'un large éventail d'experts nationaux.