

Dynamique des populations de loups gris dans l'écosystème de la Forêt de Bohême

Silva Gabreta	vol. 31	p. 83–100	Vimperk, 2025
---------------	---------	-----------	---------------

Population dynamics of grey wolves in the Bohemian Forest Ecosystem

Aleš Vorel^{1,*}, Jan Mokří², Oldřich Vojtěch², Martin Gahbauer³, Tadeáš Toulec¹,
Jan Horníček¹, Jitka Zenáhlíková², Jana Vorlová Kortanová¹, Ivo Kadlec¹,
Walter Di Nicola^{3,7}, Hannah Pepe^{3,7}, Oldřich Vojtěch Jr.¹, Pavla Jůnková Vymyslická¹,
Lukáš Žák¹, Ema Cetkovská⁴, Jana Šrutová⁵, Pavel Hulva^{5,6}, Barbora Černá
Bolfíková⁴ & Marco Heurich^{3,7,8}

¹ Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129,
CZ-16500 Praha, Czech Republic

² Šumava National Park Administration, 1. máje 260, CZ-38501 Vimperk, Czech Republic

³ National Park Bayerischer Wald, Freyunger Straße 2, DE-94481 Grafenau, Germany

⁴ Faculty of Tropical AgriSciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129,
CZ-16500 Praha, Czech Republic

⁵ Faculty of Science, Charles University, Albertov 2038, CZ-12800 Praha, Czech Republic

⁶ Faculty of Science, University of Ostrava, Dvořákova 138/7, CZ-70103 Ostrava, Czech Republic

⁷ Faculty of Environment and Natural Resources, University of Freiburg, Friedrichstr. 39,
DE-79098 Freiburg, Germany

⁸ Faculty of Applied Ecology, Agricultural Sciences and Biotechnology, University of Inland Norway,
Evenstads Vei 80, NO-2480 Koppang, Norway

*vorel@fzp.czu.cz

Résumé

La recolonisation du loup en Europe continentale, en cours depuis le début du XXI^{ème} siècle, a récemment atteint de nombreuses régions où l'espèce était absente depuis des siècles, notamment plusieurs zones situées aux frontières de la Tchéquie. Nous avons observé le processus de recolonisation du loup dans l'écosystème de la forêt de Bohême de 2015 à avril 2023. Nous avons adopté une approche multidimensionnelle, fondée sur des relevés de suivi systématiques, des pièges photographiques, la télémétrie et des hurlements provoqués. Le premier couple reproducteur ayant établi une présence permanente a été détecté en 2016, **reliant** ainsi deux grandes populations de loups Européennes : celle des Alpes et celle d'Europe centrale. Nous avons observé une augmentation du nombre de données confirmées sur la présence du loup entre 2015 et avril 2023, les photos de pièges photographiques et les excréments constituant les sources de données les plus abondantes. Les implications de cette expansion intensive de la population ont été confirmées par la localisation de six centres d'activité au cours de l'année lupine 2022/2023, reflétant l'existence de **six meutes** dans l'écosystème de la Forêt de Bohême. Bien que ces meutes de loups se soient pratiquement répandues sur l'ensemble de la zone d'étude en huit années de loup, la

phase intense de recolonisation est probablement terminée, et seules de petites variations continues de la densité de population sont attendues. Il est essentiel de poursuivre les observations sur la dynamique des populations, en se concentrant sur les transitions entre les meutes existantes et l'établissement de nouveaux territoires au sein de la structure sociale existante.

Mots-clés : *Canis lupus*, données de présence, croissance démographique, recolonisation

INTRODUCTION

La recolonisation en cours des loups gris (*Canis lupus*) dans une grande partie des paysages Européens qu'ils habitaient autrefois est désormais incontestable. L'aire de répartition historique du loup en Europe s'étendait des habitats méditerranéens chauds à la toundra arctique Scandinave. **Cependant**, la prédation du bétail et le chevauchement important des territoires des loups avec ceux des humains ont entraîné une persécution à long terme de ce grand carnivore (FRITTS et al. 2003), conduisant à **l'éradication complète** des loups de la quasi-totalité de l'Europe continentale au cours des deux derniers siècles. **Quelques populations résilientes** se sont dispersées dans des **refuges** isolés, caractérisés par leur éloignement, l'inaccessibilité du terrain et une faible densité humaine (CHAPRON et al. 2014). L'Europe centrale offre un exemple typique de cette évolution, où les populations de loups sont passées d'une abondance relativement élevée à la fin du XVII^{ème} siècle à leurs niveaux historiques les plus bas au cours des siècles suivants (BUFKA et al. 2005). **Les seules présences permanentes au XX^{ème} siècle en Europe centrale se situaient principalement dans les Carpates reculées en Slovaquie et dans l'est de la Pologne, le long de la frontière avec la Biélorussie** (HELL et al. 2001, NOWAK & MYSLAJEK 2016).

La plupart des populations de loups Européennes ont commencé à se reconstituer à la fin du XX^{ème} siècle, avec une recolonisation subséquente et accélérée de leurs anciens habitats (FABBRI et al. 2007, CHAPRON et al. 2014, REINHARDT et al. 2019). Les principales raisons de ce processus de recolonisation **impressionnant** ont été le renforcement de la protection des loups à travers l'Europe (par exemple, la directive 92/43/CEE du Conseil) et d'autres modifications législatives au niveau national dans plusieurs pays Européens (NOWAK & MYSLAJEK 2016). **De plus**, l'amélioration lente mais constante de la **perception** du public à l'égard de tous les grands carnivores Européens (DRESSEL et al. 2015) a conduit à la réglementation de la chasse légale (NOWAK & MYSLAJEK 2016). **De plus**, l'adaptabilité écologique des loups – une reproduction relativement rapide du couple dominant de la meute (MECH & BOITANI 2003) suivie d'une dispersion des deux sexes (GESE & MECH 1991) – et la forte disponibilité de leur principale source de nourriture, les ongulés sauvages (CARPIO et al. 2021, DUEA et al. 2025), ont contribué à la possibilité d'une expansion de la population de loups (JARAUSCH et al. 2021).

Les deux principales populations résiduelles d'Europe centrale, celle des Carpates (Slovaquie ; KUTAL et al. 2017) et celle de la Baltique (est de la Pologne ; NOWAK & MYSLAJEK 2016), ont servi de population **source** pour la propagation ultérieure du loup vers les pays voisins et l'établissement de peuplements stables. Au départ, la présence accrue de loups à la frontière entre la Pologne et l'Allemagne a constitué une zone clé pour la population de loups d'Europe centrale nouvellement formée (KACZENSKY et al. 2021), qui s'est rapidement développée pour devenir une population **source** pour la recolonisation de l'Allemagne, de la Tchéquie, du Danemark et des Pays-Bas (JARAUSCH et al. 2021,

KACZENSKY et al. 2021). La population de loups des Carpates a également étendu son aire de répartition au cours du siècle dernier (SALVATORI et al. 2002), avec une augmentation du nombre de loups en Slovaquie.

Par la suite, ils ont commencé à recoloniser les zones frontalières avec la Hongrie, la Pologne et l'est de la Tchéquie (KUTAL et al. 2016). Une troisième population majeure de loups, celle des Alpes (FABBRI et al. 2007), a également joué un rôle essentiel dans la reconquête des paysages d'Europe centrale par les loups. Originaire du centre de l'Italie, cette population s'étend actuellement à travers les Alpes vers le nord de l'Italie, la France, la Suisse, l'Autriche et l'Allemagne (FABBRI et al. 2007, MARUCCO et al. 2023a). **Par conséquent, la récente recolonisation de l'Europe centrale a permis de reconnecter trois grandes populations de loups (d'Europe centrale, des Carpates et des Alpes ; HULA et al. 2018, SZEWCZYK et al. 2021) grâce à des populations nouvellement établies et stables convergeant vers la Tchéquie, qui fait office de carrefour géographique des populations de loups Européennes.**

Les loups ont commencé à revenir en Tchéquie vers 2012, après avoir été absents depuis la fin du XIX^{ème} siècle. Ils sont d'abord apparus de manière sporadique, puis ont commencé à établir des territoires dans des zones Tchèques peu fréquentées par les humains, à l'instar des zones reculées en Allemagne (anciennes zones minières ou militaires ; REINHARDT et al. 2019, VOREL et al. 2024) et des zones frontalières montagneuses en Pologne (KACZENSKY et al. 2021). L'écosystème de la forêt de Bohême (BFE) est situé à la frontière entre la Tchéquie et l'Allemagne et constitue la plus grande zone forestière strictement protégée d'Europe centrale, mais n'a montré aucun signe de présence permanente de loups au cours du XX^{ème} siècle (un résumé détaillé est fourni dans les études de BUFKA et al. 2005, et BUFKA & CERVENÝ 2021). **Cependant**, en 2013, les premiers indices sporadiques de la présence du loup sont apparus (BUFKA & CERVENÝ 2021), bien que ces observations aient été isolées et éloignées de toutes les limites de l'aire de répartition connue du loup dans la région au sens large (KUTAL et al. 2017, HULA et al. 2024). Par la suite, la présence de plus en plus fréquente de loups sur les pièges photographiques est devenue évidente en 2015, ce qui correspond à l'établissement du premier territoire (BUFKA & CERVENÝ 2021). **Le premier événement de reproduction a été confirmé à l'été 2017, marquant une étape importante dans la recolonisation du BFE par le loup, puisque le mâle alpin et une femelle d'Europe centrale ont réussi à relier deux populations majeures de loups** (HULA et al. 2024). À l'heure actuelle, la recolonisation de l'ensemble du BFE peut être évaluée à l'aide de diverses méthodes, et la population actuelle est devenue une **source** de peuplement pour les régions environnantes.

Cet article décrit la formation et le développement de la recolonisation par les loups dans la BFE, depuis la première présence permanente avérée en 2015 jusqu'en avril 2023. Nous avons utilisé diverses méthodes de surveillance, notamment des relevés de suivi systématiques pour les données génétiques, le piégeage photographique, la télémétrie et les hurlements provoqués, afin d'approfondir la compréhension des premières étapes de la recolonisation par les loups dans la BFE.

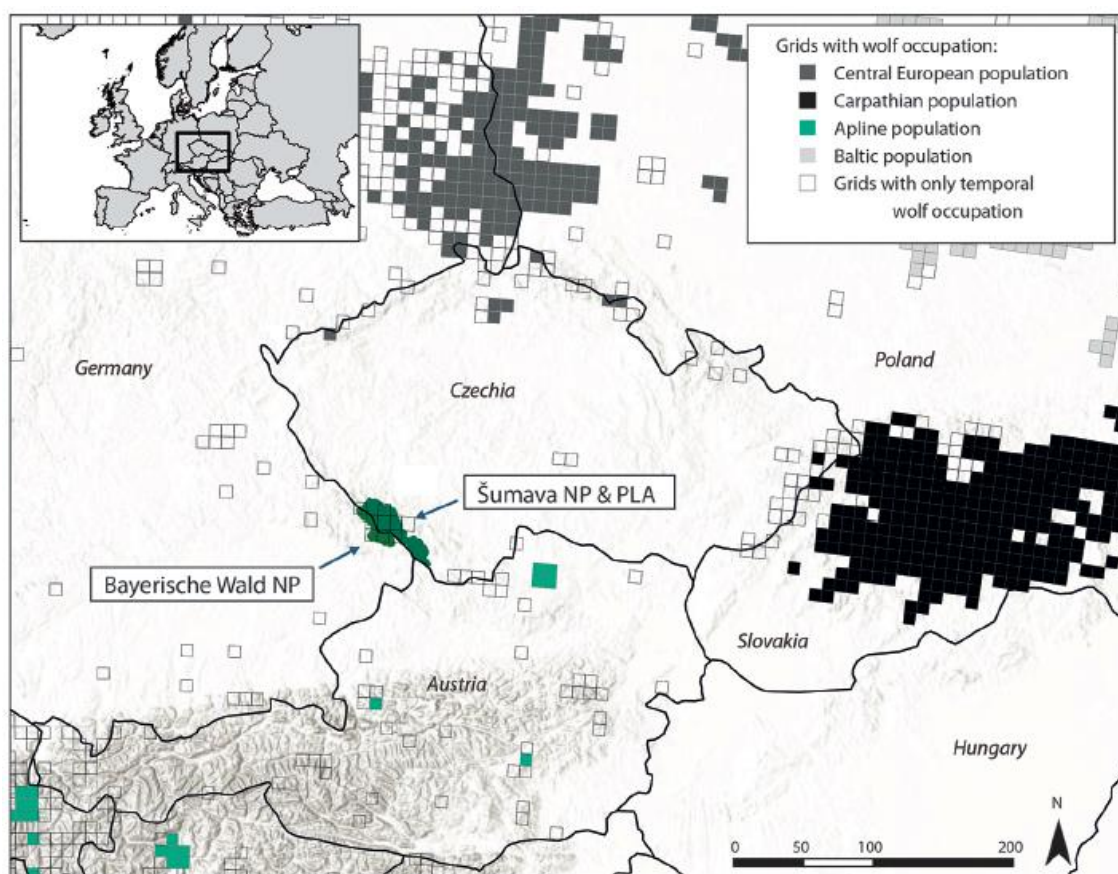


Fig. 1. Contexte général de la zone d'étude, l'écosystème de la Forêt de Bohême. Les flèches indiquent à la fois les parcs nationaux et l'espace naturel protégé de Šumava. Les données relatives à la présence du loup en Europe centrale sont représentées sur la grille de référence de l'AEE (10 × 10 km) ; les cellules remplies indiquent une présence permanente, tandis que les cellules vides indiquent une occupation sporadique. Le niveau d'occupation reflète la situation de recolonisation précoce de la zone d'étude (les données de la grille sont tirées de KACZENSKY et al. 2021). La coloration en niveaux de gris indique trois populations importantes, cruciales pour la recolonisation de la région

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Cet article porte sur les zones relevant de l'écosystème de la Forêt de Bohême (49°06'45"N 13°08'09"E), situées à la frontière entre la Tchéquie et l'Allemagne (Fig. 1). L'EFB comprend le parc national de Šumava (PN : 685 km²) et le parc national de la Forêt Bavaroise (250 km²) en tant que cœur, ainsi que la zone protégée de Šumava (996 km²), dont l'administration et la gestion relèvent du parc national de Šumava. Des zones situées à proximité immédiate des zones protégées ont également été incluses dans l'étude, y compris des zones du nord de l'Autriche. L'altitude moyenne de la BFE varie entre 800 et 1 400 m, ce qui influe sur la température moyenne, comprise entre environ 3 et 6°C au cours de l'année, en fonction de l'altitude et de la structure du terrain. La saison des neiges s'étend approximativement de novembre à avril ; **cependant**, dans le contexte actuel du changement climatique, le manteau neigeux est très imprévisible et dépend largement de la température, de l'altitude et des conditions locales. La BFE se caractérise par des habitats montagneux fortement boisés, dominés principalement par l'épicéa commun (*Picea abies*), qui est l'essence la plus répandue. De nombreuses landes sont disséminées dans les zones de haute altitude et, avec les prairies, composent une mosaïque d'habitats prédominants pour les loups dans la BFE (VOREL et al. 2024).

Collecte des données

Nous avons synthétisé et évalué toutes les données de présence de 2015 à 2023 dans la BFE. Les données ont été collectées dans le cadre de programmes de recherche et de surveillance menés par les administrations des deux parcs nationaux, tandis que de nombreux collaborateurs, professionnels et bénévoles ont contribué aux bases de données des deux institutions.

Nous avons utilisé une « **année-loup** » (WY ; KACZENSKY et al. 2009) pour diviser la période d'étude, une unité couramment utilisée et largement déterminée par la reproduction des loups, s'étendant du 1^{er} mai à la fin avril de l'année suivante. Nos données couvrent la période allant de l'année-loup 2015/2016 (débutant le 1^{er} mai 2015) à l'année-loup 2022/2023. Jusqu'à l'année-loup 2017/2018, les loups faisaient l'objet d'un suivi ponctuel dans le cadre de la surveillance générale de la faune sauvage par les gardes forestiers du parc national. Depuis mai 2018, l'ensemble de la surveillance des loups a été coordonnée en tenant compte de l'écologie des loups et des observations antérieures, et les données ont été enregistrées de manière systématique. Nous avons adopté **deux approches principales pour surveiller la présence des loups dans la BFE** : des relevés de pistage systématiques (réalisés sous forme d'itinéraires de marche régulièrement répartis) et le piégeage photographique. Nous avons également utilisé des données de télémétrie datant de l'automne 2020, mais celles-ci ne couvraient que certaines saisons et un nombre limité d'animaux équipés d'un collier.

L'élément essentiel des relevés de pistage à pied systématiques est une campagne complète de pistage sur neige, avec un tracé stable des itinéraires de marche, menée de janvier à mars, dans le but de couvrir la partie Tchéque de la BFE en une seule journée. Nous avons commencé à lancer ces opérations à grande échelle en 2019, car elles constituent des conditions préalables importantes pour la mise en œuvre des méthodes de surveillance ultérieures utilisées par les gardes forestiers tout au long du reste de l'année. Nous avons consigné toutes les données non invasives confirmant la présence de loups dans une base de données lors des relevés de pistage, qui comprend les coordonnées et les informations fondamentales sur la découverte. **De plus**, des échantillons de crottes, de poils, d'urine, de sang d'œstrus chez les femelles et des prélèvements par écouvillon sur les sites de proies ont été collectés et conservés (conformément à l'approche de KACZENSKY et al. 2009 et REINHARDT et al. 2015).

Le **piégeage photographique** a été mis en place dès le début de la période d'observation. **Cependant**, la plupart des données sur la présence des loups jusqu'en 2019 provenaient de pièges photographiques initialement destinés à la surveillance régulière du lynx (*Lynx lynx*) (par exemple, PALMERO et al. 2021). Bien que la conception ultérieure ait suivi l'écologie comportementale des loups, les pièges photographiques ont été principalement placés de manière opportuniste sur des sites où des signes de présence de loups (excréments, traces, proies, etc.) avaient été précédemment constatés. **L'emplacement des pièges photographiques a été ajusté en fonction de la présence ou de l'absence de loups ou de l'expérience des gardes forestiers.**

Nous avons utilisé des données récupérées automatiquement à partir des colliers GPS d'individus capturés entre 2020 et 2023 dans le cadre de projets de piégeage et de colliers en cours dans le parc national de Šumava. La méthodologie détaillée du piégeage est décrite

dans VOREL et al. (2024). **En résumé**, les loups ont été capturés à l'aide de pièges Belisle, anesthésiés avec un mélange de médétomidine, de butorphanol et de kétamine administré par un vétérinaire professionnel, puis équipés de colliers GPS Plus (de Vectronic Aerospace). En mode normal, les colliers transmettent leur position toutes les 3 heures.

Analyse des données

Validation des données

Toutes les données de présence collectées dans la base de données ont été validées conformément aux directives publiées par KACZENSKY et al. (2009). Les données ont été validées à l'aide de trois catégories reflétant la pertinence et la probabilité que la trace d'occurrence soit d'origine lupine. La catégorie **C1** désigne les preuves irréfutables (par exemple, données de télémétrie, preuves génétiques, loup retrouvé mort, images claires de pièges photographiques), la catégorie **C2** les données confirmées (par exemple, traces de loup ou restes de proies), et la catégorie **C3** est associée aux données non confirmées. Les données restantes sont considérées comme fausses (les catégories suivent les règles établies par KACZENSKY et al. 2009 pour la surveillance des loups). Dans l'analyse ultérieure, seules les observations des catégories C1 et C2 ont été prises en compte, lesquelles ont ensuite été converties en une couche de points dans le système d'information géographique (SIG) (ArcGIS 10.8 d'ESRI). **Ainsi**, chaque point donné représente une observation de loup pour la date d'origine. Les enregistrements ont été attribués à des WY.

Analyse moléculaire

Tous les échantillons non invasifs collectés ont été examinés, et ceux présentant une chance raisonnable de permettre le séquençage de l'ADN ont été sélectionnés pour une analyse moléculaire. Les échantillons retenus ont été immédiatement fixés dans de l'éthanol à 96% et, jusqu'à l'étude, conservés dans des réfrigérateurs à -20°C ou moins. Les échantillons non invasifs ont été génotypés sur un panel de **21 loci microsatellites** et de gènes déterminant le sexe (Amélogénine), comme décrit dans HULA et al. (2024). L'analyse dans Structure (PRITCHARD et al. 2000) a confirmé le statut d'espèce du génotype final. Par la suite, nous avons intégré l'identité génotypique de chaque loup et les analyses parentales dans Cervus (KALINOWSKI et al. 2007) afin d'évaluer le contexte spatial des groupes distincts et des individus apparentés. Les paramètres des analyses respectives étaient identiques à ceux de HULA et al. (2024). Tous les échantillons provenant de loups identifiés avec succès ont été classés dans la catégorie C1 et utilisés dans l'analyse spatiale ultérieure.

Analyse spatiale

Nous avons appliqué trois méthodes distinctes d'analyse spatiale pour estimer les schémas de répartition des loups, chacune étant basée sur les propriétés spécifiques des différents types de données :

i. Sur les données de **télémétrie** (basées sur trois individus équipés d'un collier), nous avons appliqué des estimateurs de densité par noyau autocorrélés (AKDE, FLEMING et al. 2015). Les données de télémétrie GPS sont intrinsèquement autocorrélées tant dans le temps que dans l'espace en raison de la nature séquentielle des localisations. Contrairement aux méthodes traditionnelles, l'AKDE tient spécifiquement compte de cette autocorrélation

spatio-temporelle, ce qui permet d'obtenir des estimations plus précises du domaine vital (SILVA et al. 2021).

ii. Pour les données de **présence** recueillies lors d'enquêtes de surveillance sur le terrain (par exemple, traces, excréments et photos de pièges photographiques), nous avons utilisé des estimateurs de densité par noyau standard (KDE, WORTON 1989). L'AKDE s'est avéré approprié car nos observations opportunistes étaient biologiquement indépendantes et ne violaient donc pas son principe de base. Par données biologiquement indépendantes, nous entendons des données pour lesquelles l'intervalle d'échantillonnage est suffisamment long pour qu'un animal puisse se déplacer de n'importe quel point de son aire de répartition (ou territoire) vers n'importe quel autre point (BARG 2005).

iii. Pour mettre en évidence les **relations** entre les individus vivant au sein d'une même meute, nous avons utilisé le polygone convexe minimal (MCP). Cette approche a été choisie en raison de son adéquation avec des ensembles de données comportant un nombre limité de points spatiaux, ce qui nous a permis de délimiter les territoires de la meute en reliant tous les échantillons biologiques (par exemple, excréments, poils, tissus) dont l'appartenance à des individus apparentés a été confirmée.

Données de télémétrie

Trois louves équipées d'un collier ont fourni des données suffisantes pour l'analyse, c'est-à-dire qu'elles ont présenté un comportement de déplacement résidentiel pendant le suivi et un nombre suffisant (>30) de jours de suivi (Tableau 1). Nous avons utilisé les données de télémétrie pour quantifier les **domaines vitaux** des loups et leurs **zones centrales**. Avant d'estimer le domaine vital, nous avons d'abord identifié les stratégies de déplacement des animaux à l'aide du déplacement quadratique net (NSD). Le NSD a été calculé pour chaque individu à l'aide de centroïdes créés pour chaque jour de suivi avant le calcul du NSD, et la stratégie de déplacement la plus appropriée a été déterminée à l'aide du critère d'information d'Akaike (SPITZ 2019, VOREL et al. 2024).

Tableau 1. Liste des loups équipés de colliers GPS dans l'écosystème de la Forêt de Bohême entre 2020 et 2022

Individual (Collar ID)	Trapped status	Status Type	Sex	Age at capture (yr)	Weight (kg)	Capture date	Tracking days	No. fixes	Movement mode
f36930	subadult	non-breeding	f	~ 1.5	30.5	29. 11. 2020	221	2303	residential
f36931	subadult	non-breeding	f	~ 1.5	29.0	24. 10. 2021	85	1294	residential
f36927	subadult	breeding	f	~ 1.5	29.7	02. 11. 2021	320	4610	residential

Par la suite, les données ont été segmentées par zone de travail (WY). Nous avons sélectionné le modèle de déplacement le plus approprié pour chaque segment. **En conséquence**, la distribution d'utilisation (UD) a été calculée pour chaque zone de travail (WY) à l'aide de la méthode AKDE dans l'environnement R ; le package « ctmm » (CALABRESE et al. 2016). Nous avons ensuite estimé les domaines vitaux des animaux **résidents** pour une année de travail donnée à 95% de l'UD et les zones centrales à 50% de l'UD (FLEMING et al. 2015, CALABRESE et al. 2016, VOREL et al. 2024).

Analyse de la distribution d'utilisation de la population

Afin de mettre en évidence le contexte spatial des données de présence et la distribution théorique des loups dans la BFE, nous avons appliqué l'estimation de densité par noyau (KDE) à l'ensemble des enregistrements de données de présence collectés au cours de chaque année d'étude. Nous avons utilisé la procédure KDE dans l'environnement R via le package « adehabitatHR » (CALENGE 2023) pour estimer l'UD acquise.

Pour la définition des zones centrales où les animaux équipés d'un collier ont été observés, nous avons appliqué l'UD de 50% obtenue par AKDE (estimée à partir des données de télémétrie : voir VOREL et al. 2024 pour plus de détails). Nous avons calculé les centroïdes pour toutes ces zones centrales de 50%.

Définition des zones centrales au sein de l'activité des loups

Un sous-ensemble spécifique d'enregistrements contenant des informations sur la reproduction au cours de l'année d'étude (WY) a contribué à l'évaluation des zones centrales et a été converti en une couche de points SIG distincte. **Trois** sources principales ont été utilisées pour la couche SIG : **des photos de petits**, prises par des pièges photographiques au début de l'été, des **observations directes de petits** par le personnel du parc national, et des **hurlements provoqués** chez les petits (enregistrés en été en réponse au hurlement reproduit par un émetteur électronique). **De plus**, nous avons séparé la géolocalisation des individus identifiés par analyse moléculaire. Grâce à l'extraction d'ADN et à l'analyse mSAT qui en a découlé, nous avons mis en évidence la structure des familles (voir HULVA et al. 2024) – soit en reliant les descendants à leurs parents, soit en identifiant les mâles et les femelles formant un couple. Les points représentant des échantillons d'individus apparentés ont été reliés à des zones sous la forme d'un polygone convexe minimal (MCP) à 100% ; pour chaque MCP de ce type, nous avons calculé un **centre de gravité** en tant que dernière étape.

Pour certains WY et certaines zones où nous ne disposions ni d'événements de reproduction ni d'échantillons génétiques permettant d'établir des zones centrales, nous avons eu recours à une **approche alternative**. Nous avons analysé des images de pièges photographiques de haute qualité (C1) montrant plusieurs loups capturés simultanément dans le même cadre. Pour ces observations agrégées de plusieurs individus se produisant en dehors des zones centrales connues, nous avons calculé un centre de gravité spatial à partir de leurs coordonnées géographiques. Cette méthode nous a permis d'identifier des centres d'activité potentiels de la meute même en l'absence de preuves traditionnelles telles que des données de reproduction ou des échantillons génétiques.

En dernière étape, nous avons établi la distribution d'utilisation (UD) pour chaque WY à partir de toutes les données de présence obtenues, en utilisant une UD KDE à 90%. Nous avons projeté dans cette UD tous les centroïdes obtenus dans le WY correspondant. En combinant ces deux ensembles de données, nous avons pu identifier les centres d'activité spécifiques des loups au sein de la zone occupée par les loups (pour chaque WY) (approche également appliquée par MARUCCO et al. 2023*b*).

RESULTATS

Données d'occurrence

Nous avons recueilli un total de 2 625 enregistrements entre l'année hydrologique 2015/2016 et l'année hydrologique 2022/2023, dont 1 517 (57,8%) ont été classés comme preuves de type C1 ou C2. Le nombre de données de présence applicables (C1 et C2) a affiché une tendance à la hausse au cours de la période d'étude (Fig. 2), passant de 15 enregistrements lors de la première année d'étude à 473 lors de la dernière (Tableau 2). La seule exception a été une légère baisse lors de l'année d'étude 2020/2021, le déclin le plus marqué ayant été observé dans les données de présence issues des pièges photographiques. Quoi qu'il en soit, le type de données de présence le plus courant dans chaque année de chasse distinguée provenait des pièges photographiques, avec un nombre cumulé de 1 200 photos (79,1% de l'ensemble des données C1 et C2) contenant au moins un loup. Le deuxième type de données de présence le plus représenté était les excréments de loup (10,2%), suivis des empreintes (3,0%). Les autres données de présence : sites de proies, urine et hurlements, étaient plutôt rares et ne représentaient que 7,7%. Outre les données de télémétrie, les photos prises par les pièges photographiques présentaient la plus forte probabilité d'être classées en C1 ou C2 (83,7%), tandis que les empreintes, principalement recueillies sur une couche de neige, avaient la probabilité la plus faible (17,0%) en raison du temps limité pour une détection fiable avant que les conditions ne se détériorent.

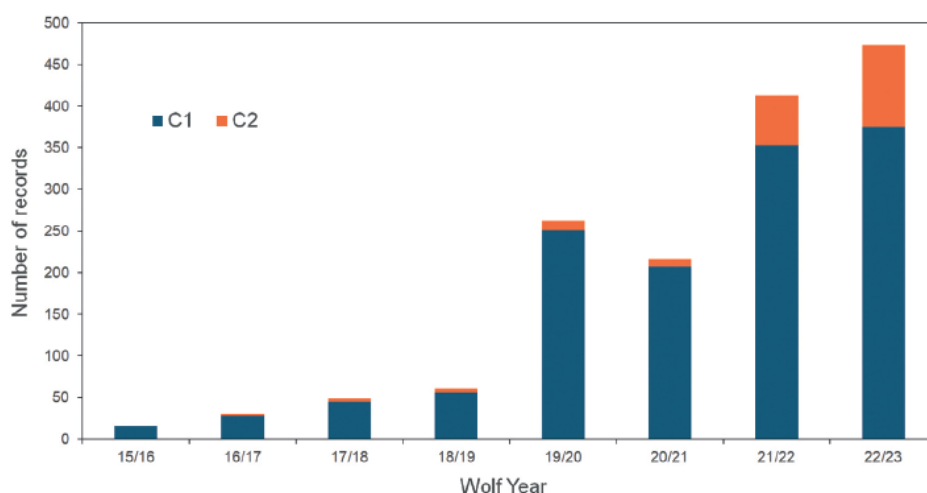


Fig. 2. Données recueillies pendant la période d'étude dans l'écosystème de la Forêt de Bohême. Tendances temporelles globales des occurrences détectées sur l'ensemble de la zone d'étude, C1 étant représenté par la partie bleue de l'histogramme et C2 par la partie orange

Reproduction

L'analyse des données de reproduction a révélé 31 enregistrements des catégories C1 et C2, le plus grand nombre d'enregistrements (18) provenant de pièges photographiques. À neuf reprises, des petits ont été identifiés grâce à des hurlements provoqués par du personnel expérimenté. Enfin, des petits ont été observés directement par des gardes forestiers expérimentés à quatre reprises. Sur les 31 enregistrements, plus de la moitié (17) ont été enregistrés en été (juin-août), lorsque les petits restent près de leurs sites de mise bas. Comme la reproduction a souvent été confirmée à plusieurs reprises au cours de l'automne et de l'hiver au sein d'une même meute, notre nombre de données de reproduction (31) ne correspond pas au nombre d'événements reproductifs individuels. Notre détection d'événements de reproduction est passée d'un seul enregistrement durant l'été 2017 à un total de 14 événements enregistrés jusqu'à l'été 2022 (Tableau 3).

Tableau 2. Observations de la présence de loups au cours de la période étudiée pour chaque zone de chasse (WY). Les données sont regroupées selon le type de collecte et les catégories suivantes : C1 – preuve manifeste, C2 – observation confirmée

Type of occurrence data	15_16		16_17		17_18		18_19		
	C1	C2	C1	C2	C1	C2	C1	C2	
CameraTrap	10		23	1	29		53		
Tracks	5							4	
Prey									
Scats			5	1	14	2	2		
Others					1	2	1		
Urine					1				
Total	15	0	28	2	45	4	56	4	
Type of occurrence data	19_20		20_21		21_22		22_23		Total
	C1	C2	C1	C2	C1	C2	C1	C2	
CameraTrap	218		160		277	36	338	55	1 200
Tracks		1		2		1		33	46
Prey	2			2	4				8
Scats	26	10	23	4	26	6	25	10	154
Others	2		5	1	23	16	10		61
Urine	3		19		23		2		48
Total	251	11	207	9	353	59	375	98	1 517

Télémétrie

Nous avons quantifié les domaines vitaux de trois loups équipés d'un collier pour leurs trois territoires respectifs entre les années de chasse 2020/2021 et 2022/2023, voir Fig. 3. En moyenne, le domaine vital estimé à 95% ($\pm$ E.T) de ces loups était de 268,8 ($\pm$ 260,7) km², tandis que le domaine vital moyen à 50% était de 59,4 ($\pm$ 77,2) km² (Tableau 4). Cependant, l'estimation moyenne du domaine vital indique un écart relativement important entre une femelle f36931 et deux autres individus capturés (f36927 et f36930). Cet écart est clairement visible dans la taille moyenne du domaine vital, mais aussi dans les intervalles de confiance et le nombre de jours d'échantillonnage (Tableau 4).

Échantillonnage génétique

Nous avons collecté un total de 725 échantillons génétiques, dont 232 (32%) ont pu être attribués avec certitude à un loup. Les autres échantillons étaient soit trop endommagés, soit appartenaient à une autre espèce. Les premiers échantillons génétiquement confirmés comme provenant de loups ont été analysés au cours de l'année cynégétique 2016/2017 (adultes reproducteurs de la meute en cours d'établissement). Au cours des années suivantes, le nombre d'échantillons génétiques collectés a commencé à augmenter progressivement, mais les quantités exactes par saison de chasse ont fluctué jusqu'à atteindre 27 échantillons en 2022/2023. La saison de chasse la plus productive en termes de collecte de données génétiques a été celle de 2021/2022, avec une proportion globale de 32,5% d'échantillons identifiés avec succès, bien qu'aucune tendance visible ne se soit dégagée sur l'ensemble de la période observée. Le plus grand nombre d'échantillons génétiques (48) a été enregistré en 2021/2022, correspondant à 25 identités connues. Bien que le nombre d'échantillons collectés soit plus faible (27), c'est au cours de la saison de chasse 2022/2023 que le plus grand nombre d'identités de loups connues (26) a été détecté.

Tableau 3. Meutes et nombre minimal de loups (adultes, subadultes et louveteaux) détectés par année d'étude. Les chiffres correspondent au nombre minimal d'animaux recensés. Nous avons réparti ces chiffres en trois catégories d'âge : louveteaux, subadultes et adultes. Nous avons également inclus les animaux isolés qui n'ont pu être rattachés à aucune des meutes identifiées (il s'agit très probablement d'animaux solitaires au sein de la population). L'identification des louveteaux n'a été possible qu'à partir des images des pièges photographiques prises soit en été, soit en automne, en

se basant principalement sur leur taille corporelle caractéristique. Les autres individus ont été identifiés soit comme adultes, soit comme subadultes. Nous avons classé les adultes comme parents reproducteurs et les animaux restants (à l'exception des petits) au sein de la meute comme subadultes. Les abréviations dans les encadrés identifient les meutes suivantes : SRN – meute de Srní, RUD – meute de Železná Ruda, PAN – meute de Pancíř, BOR – meute de Borová Lada, ZVO – meute de Zvonková

Pack	Age class	15/16	16/17	17/18	18/19	19/20	20/21	21/22	22/23
SRN	adults	1	2	2	2	2	2	2	1
	subadults	0	0	0	0	4	1	0	2
	pups	0	0	5	0	1	4	3	0
RUD	adults	-	-	1	2	2	2	2	2
	subadults	-	-	0	0	0	0	3	2
	pups	-	-	0	0	1	3	2	4
ZVO	adults	-	-	-	-	1	2	2	2
	subadults	-	-	-	-	0	0	0	0
	pups	-	-	-	-	0	0	3	4
BOR	adults	-	-	-	-	1	2	2	2
	subadults	-	-	-	-	0	0	0	1
	pups	-	-	-	-	0	0	4	4
PAN	adults	-	-	-	-	-	-	2	2
	subadults	-	-	-	-	-	-	0	0
	pups	-	-	-	-	-	-	0	4
BOB	adults	-	-	-	-	-	-	2	2
	subadults	-	-	-	-	-	-	0	0
	pups	-	-	-	-	-	-	0	4
Others	unknown	-	-	1	1	2	1	4	6
Sum of terr. centres		1	1	1	2	4	4	6	6
Sum of subadults & adults		1	2	2	4	10	9	15	16
Sum of pups		0	0	5	0	2	7	12	20
Sum of reproductions		0	0	1	0	2	2	4	5
Total number of individuals		1	2	8	5	14	17	31	42

Structure et évolution de la population

Les premiers signes d'une activité croissante des loups dans la BFE sont apparus au cours de l'année cynégétique 2015/2016 (**Tableau 2**) avec dix enregistrements par piège photographique C1 et cinq enregistrements C2 d'un mâle solitaire qui s'est ensuite établi de manière permanente dans la région. La première preuve de la présence permanente d'un couple de loups dans la BFE remonte à une photo prise par un piège photographique le 22 novembre 2016 (saison 2016/2017) près de Hochschachten (dans le parc national de la Forêt Bavaroise). **Enfin**, le premier individu détecté génétiquement, une femelle par la suite associée au couple reproducteur d'origine près du village de Seni (ci-après dénommé la meute « SRN »), a été identifié le 6 décembre 2016. Son partenaire reproducteur a été identifié le 13 janvier 2017 (documenté dans le Supplementum de HULA et al. 2024), tandis que la première preuve de reproduction, et donc la formation de la première meute, a été documentée le 28 juillet 2017 (vidéo prise par un piège photographique montrant quatre louveteaux). Après la formation de la première meute, la BFE a été colonisée par des meutes à Železná Ruda (RUD), Borová Lada (BOR), Pancir (PAN), Zvonková (ZVO) et Boubin (BOB) au cours des années de chasse suivantes, toutes occupées de manière permanente à l'heure actuelle (**Fig. 3, Tableau 3**). Au total, 36 individus ont été détectés dans la BFE au sein des six meutes dont l'occupation permanente a été confirmée pour la saison 2022/2023. **De plus**, six autres individus ont été détectés sans affiliation claire à des meutes connues ; **par conséquent**, la taille minimale estimée de la population de loups dans la BF pour la saison 2022/2023 a été évaluée à 42 loups (**Tableau 3**).

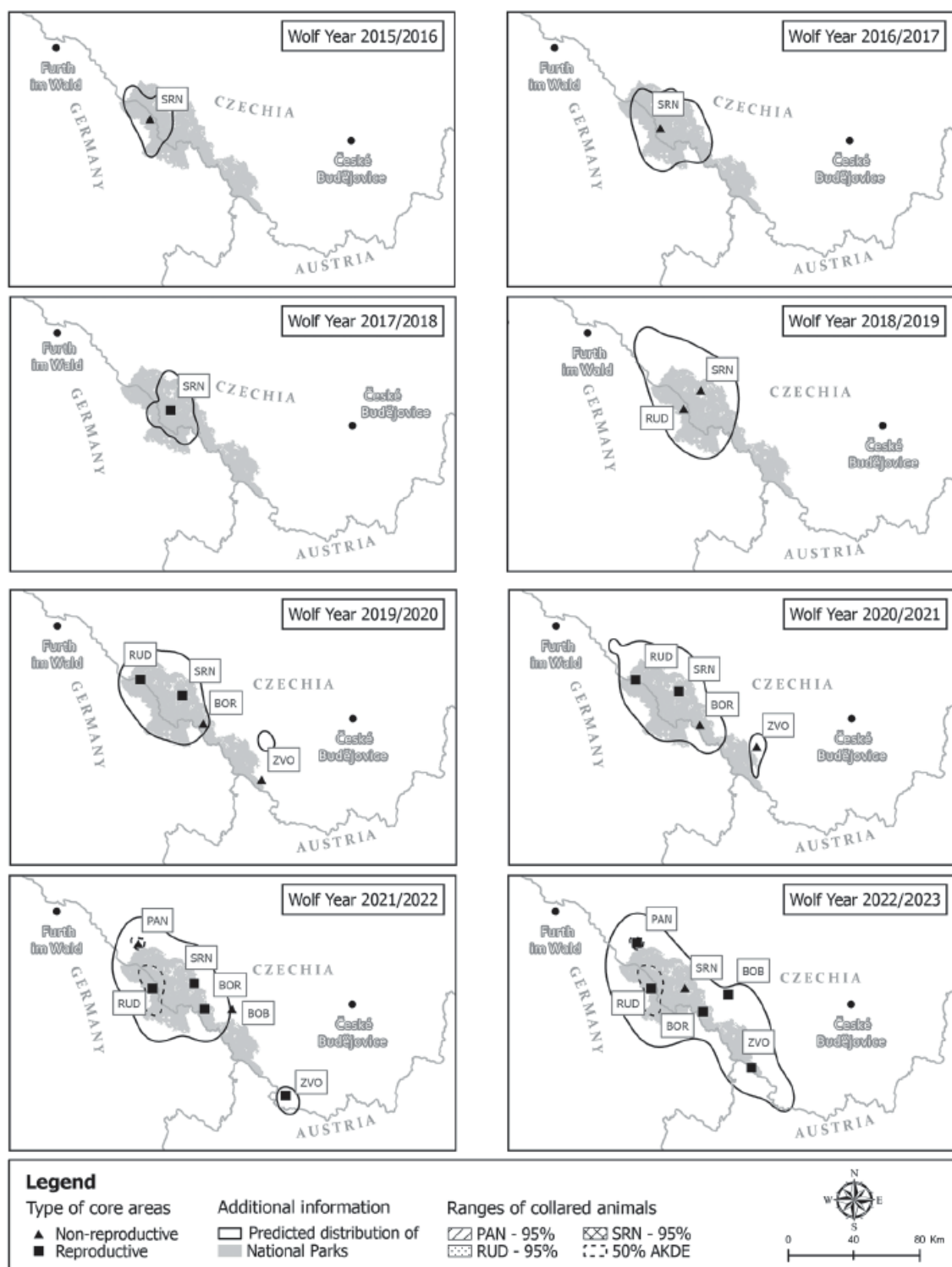


Fig. 3. Répartition spatiale prévue des loups – obtenue à partir des distributions d'utilisation (UD) des données de présence des loups pour les années 2015/2016 à 2022/2023. Le cas échéant, les UD issues des données des loups équipés d'un collier GPS sont utilisées. Les abréviations indiquées dans les encadrés identifient les meutes suivantes : SRN – meute de Srní, RUD – meute de Železná Ruda, PAN – meute de Pancíř, BOR – meute de Borová Lada, ZVO – meute de Zvonková

Tableau 4. Estimation de la superficie des domaines de vie en kilomètres carrés (km²) obtenue par la méthode d'estimation de densité par noyau autocorrélé (AKDE) pour des niveaux de confiance de 95% et 50%, ainsi que les intervalles de confiance (IC) correspondants : limite inférieure (lwr) et limite supérieure (upr)

Animal	95% AKDE	CI 95%		50% AKDE	CI 50%	
		lwr	upr		lwr	upr
f36930	114.4	98.8	131.0	9.3	8.1	10.7
f36931	569.8	344.7	850.5	148.3	89.7	221.4
f36927	122.3	112.0	133.0	20.5	18.7	22.2

Le nombre de zones centrales identifiées au sein des territoires établis a augmenté tout au long de la période d'étude, reflétant la recolonisation progressive de la BFE. Partant d'une seule zone centrale pour l'année 2016/2017 (correspondant à la meute SRN), nous avons documenté une expansion à deux zones centrales pour l'année 2017/2018 avec l'établissement de la meute RUD. À la saison de chasse 2019/2020, trois zones centrales ont été identifiées avec l'ajout du territoire de la meute BOR. Une augmentation notable s'est produite au cours de l'année de chasse 2020/2021, lorsque nous avons identifié cinq zones centrales distinctes avec l'établissement des meutes PAN et ZVO. **Enfin**, l'ajout de la meute BOB au cours de l'année de chasse 2021/2022 a porté le total à six zones centrales, qui sont restées stables jusqu'à l'année de chasse 2022/2023. La distribution spatiale prévue des loups, mesurée par la superficie totale de la zone de distribution d'utilisation, a considérablement augmenté, passant d'environ 365,73 km² au cours de l'année de chasse 2015/2016 à 2 713,37 km² au cours de l'année de chasse 2022/2023 (Fig. 3). Cette augmentation substantielle de la répartition spatiale correspond à la croissance du nombre de meutes et de la taille totale de la population, démontrant le succès de la réintroduction des loups dans l'ensemble de la région BFE.

DISCUSSION

Dans cette étude, nous retraçons l'évolution de la population de loups dans la région BFE, depuis l'apparition d'un premier individu sédentaire jusqu'à la formation de six meutes établies en avril 2023. Nous décrivons en outre une tendance à la hausse des observations de loups dans le BFE, sur la base des données relatives à la présence de loups. Cette tendance est emblématique des premières étapes du processus de recolonisation de la population de loups, reflétant les phases initiales de recolonisation observées en Pologne (NOWAK & MYSLAJEK 2016), en Allemagne (JARAUSCH et al. 2021), en Finlande (KOJOLA et al. 2006) ou en Espagne (BLANCO & CORTÉS 2007), et reflète également l'intensification des efforts d'échantillonnage au fil des ans et le passage d'une surveillance opportuniste à une surveillance systématique dans la BFE. Nous avons également constaté une augmentation du nombre de reproductions confirmées tout au long de la période d'étude, qui fait suite à l'établissement réussi et continu de meutes de loups dans la région. Au total, six meutes de loups différentes habitaient la BFE, dont la majorité a connu plusieurs reproductions réussies après la formation de couples reproducteurs (Tableau 5). Sur la base des pièges photographiques et des analyses génétiques, nous avons identifié 36 individus associés à l'une des six meutes et six individus sans affiliation connue au cours de l'année cynégétique 2022/2023. Bien que la population de loups de la BFE puisse sembler proche de la saturation, nos résultats jusqu'à la fin de la période d'observation indiquent toujours la possibilité d'établir de nouveaux territoires au sein de la structure sociale existante.

Tableau 5. Liste de tous les individus reproducteurs au sein des six meutes identifiées dans l'écosystème de la Forêt de Bohême, de la saison de reproduction 2015/2016 à 2022/2023. Les acronymes utilisés pour les mâles et les femelles sont des codes uniques permettant d'identifier chaque individu ayant fait l'objet d'une analyse génétique

Pack	Wolf year	Male	Female
SRN	15/16	GW676m	
SRN	16/17	GW676m	GW665f
SRN	17/18	GW676m	GW665f
SRN	18/19	GW676m	GW665f
SRN	19/20	GW676m	GW665f
SRN	20/21	GW676m	GW665f
SRN	21/22	GW676m	GW665f
SRN	22/23		GW665f
RUD	17/18	GW1488m	
RUD	18/19	GW1488m	GW1112f
RUD	19/20	GW1488m	GW871f
RUD	20/21	GW1488m	GW871f
RUD	21/22	GW1488m	GW871f
RUD	22/23	GW1488m	GW871f
ZVO	19/20		CW20_123f
ZVO	20/21	CW21_395m	CW20_123f
ZVO	21/22	CW21_395m	CW20_123f
ZVO	22/23	CW21_395m	CW20_123f
BOR	19/20	CW20_120m	
BOR	20/21	CW20_120m	CW20_147f
BOR	21/22	CW20_120m	CW20_147f
BOR	22/23	CW20_120m	CW20_147f
PAN	21/22	CW21_418m	CW21_407f
PAN	22/23	CW21_418m	CW21_407f
BOB	21/22	CW22_120m	CW20_169f
BOB	22/23	CW22_120m	CW20_169f

L'analyse spatiale utilisant la procédure KDE a montré que les données de présence des loups étaient réparties avec une intensité similaire sur la quasi-totalité de la zone d'étude. Cette répartition uniforme rend les données de présence seules insuffisantes pour identifier les zones de concentration de l'activité des loups. Pour décrire avec précision la structure de la population, nous avons jugé essentiel de compléter les données de présence de base par des approches plus spécialisées : télémétrie, échantillonnage génétique ou identification directe des sites de mise bas.

Des études récentes ont de plus en plus reconnu la valeur de ces approches multidisciplinaires pour évaluer la structure de la population, en particulier pour des espèces insaisissables comme les loups (MARUCCO et al. 2023b, PLANILLO et al. 2024). Dans notre étude, les informations sur les sites de mise bas ont fourni une confirmation particulièrement précieuse des noyaux territoriaux des meutes, car ces sites se situaient systématiquement dans les 50% de l'aire de répartition AKDE des animaux équipés d'un collier (Fig. 3). Grâce à des données génétiques détaillées ou à des informations sur les sites de mise bas, nous avons pu déterminer de manière fiable la structure de la population de loups.

Localiser les sites de mise bas où les loups mettent bas et élèvent leurs petits, reste l'un des aspects les plus difficiles de la recherche et du suivi des loups. Ce processus exige non seulement des relevés de terrain précis et chronophages, mais aussi une connaissance approfondie de l'environnement local (MARUCCO et al. 2023b). Les chercheurs doivent également tenir compte des effets négatifs potentiels des perturbations humaines sur la survie des petits (CAPITANI et al. 2006), bien que certaines études suggèrent que la vérification

des sites de mise bas actifs n'ait pas d'impact significatif sur le recrutement de la meute (GABLE et al. 2024).

Les domaines vitaux et leur répartition peuvent également être évalués à partir de prélèvements répétés d'échantillons d'ADN (CANIGLIA et al. 2014). Bien que l'utilisation de la technique décrite ne permette de révéler que la présence d'un même individu au sein de la région sélectionnée, cette approche complexe peut mettre en évidence les relations parentales au sein de la population et, par conséquent, illustrer la présence de meutes individuelles dans la zone (JARAUSCH et al. 2021). En d'autres termes, l'analyse de la paternité à partir de tous les échantillons d'ADN peut indiquer la présence d'animaux partageant le même territoire. **Cependant**, d'après notre expérience, le faible nombre d'échantillons d'ADN prélevés à plusieurs reprises peut parfois être trompeur. Une preuve claire d'une relation entre des animaux peut documenter deux aspects différents : soit ils sont membres de la même meute (et sont signalés comme se déplaçant au sein de la meute à un moment et dans une zone donnée), soit ils n'ont qu'une relation claire avec la meute en question (c'est-à-dire qu'ils rendent parfois visite à leurs parents) et sont échantillonnés par hasard lors de cette visite. Un nombre étonnamment élevé d'individus en dispersion, ou d'individus se déplaçant dans la zone occupée par les loups sans résidence claire (c'est-à-dire des « vagabonds »), a été décrit par VOREL et al. (2024) dans plusieurs régions d'Europe centrale sur la base de données télémétriques. La quantité réelle de loups en dispersion ou de vagabonds ayant des contacts avec les loups résidents serait probablement sous-estimée dans la majorité des populations de loups.

Nos données révèlent un développement continu de la population depuis la première observation confirmée fin 2015. Au cours des huit saisons suivantes, les loups ont recolonisé la quasi-totalité de la zone du BFE. La dynamique mise en évidence par notre analyse est cohérente avec la tendance présentée par BUFKA & CERVENÝ (2021), qui avaient prédit une recolonisation rapide par les loups. Un développement rapide de la population de loups a récemment été décrit dans de nombreuses régions d'Europe (KOJOLA et al. 2006, BLANCO & CORTÉS 2007), y compris en Europe centrale (REINHARDT et al. 2019, KACZENSKY et al. 2021). Il existe des preuves d'une croissance quasi exponentielle dans les zones de recolonisation récente, par exemple en Allemagne (JARAUSCH et al. 2021) ou en Pologne (NOWAK & MYSLAJEK 2016) ; il est donc plausible de prévoir un processus similaire de développement de la population au sein d'habitats appropriés en Tchéquie (KUTAL & VOREL - non publié).

Dans l'ensemble, nous pouvons conclure que la recolonisation de la BE par le loup s'est développée et étendue de manière similaire à d'autres populations d'Europe centrale, en raison de la dispersion aléatoire d'individus issus de deux populations principales de loups, celle des Alpes et celle d'Europe centrale (HULVA et al. 2024), qui se sont rencontrées dans la BFE, et des dispersions ultérieures de leurs petits nouveau-nés. Peu à peu, la première colonie de loups s'est établie en 2015/16, suivie par la conquête de nouveaux territoires dans son voisinage immédiat, augmentant ainsi le nombre de meutes, jusqu'à ce que l'ensemble de la superficie des deux parcs nationaux soit occupée (certains territoires dépassaient même partiellement les limites des parcs nationaux). Dans le même temps, la population est devenue une source importante de jeunes individus en dispersion (VOTÈCH & MOKRÝ 2024), apportant une contribution essentielle à la recolonisation des zones restantes en Tchéquie et

constituant également l'un des principaux moteurs de la reconnexion des trois principales populations de loups en Europe (d'Europe centrale, des Carpates et des Alpes ; HULA et al. 2024). En seulement huit années de reproduction, la population de loups de la BFE a atteint la stabilité grâce à une augmentation de ses effectifs et est devenue l'une des populations de loups les mieux documentées de Tchéquie. Cette étude met en évidence l'efficacité des efforts de collaboration bilatéraux et des approches multidisciplinaires pour acquérir une compréhension globale des étapes initiales, de la dynamique et de l'ensemble du processus de recolonisation par les loups.

REFERENCES

- BARG J.J., JONES J. & ROBERTSON R.J., 2005: Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology*, 74: 139–149.
- BLANCO J.C. & CORTÉS Y., 2007: Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology*, 273: 114–124.
- BUFKA L. & ČERVENÝ J., 2021: The grey wolf (*Canis lupus*) in southwestern Bohemia (Czech Republic): The beginning of new expansion in a long-term perspective. *Silva Gabreta*, 27: 143–160.
- BUFKA L., HEURICH M., ENGLEDER T., WOELFL M., ČERVENÝ J. & SCHERZINGER W., 2005: Wolf occurrence in the Czech-Bavarian-Austrian border region – review of the history and current status. *Silva Gabreta*, 11: 27–42.
- CALABRESE J.M., FLEMING C.H. & GURARIE E., 2016: Ctm: an R Package for Analyzing Animal Relocation Data As a Continuous-Time Stochastic Process. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1124–1132.
- CALENGE C. & FORTMANN-ROE C.F.S., 2023: adehabitatHR: Home Range Estimation. R package version 0.4.21. Online <https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHR> (accessed on 1 January 2025).
- CANIGLIA R., FABBRI E., GALAVERNI M., MILANESI P. & RANDI E., 2014: Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *Journal of Mammalogy*, 95: 41–49.
- CAPITANI C., MATTIOLI L., AVANZINELLI E., GAZZOLA A., LAMBERTI P., MAURI L., SCANDURA M., VIVIANI A. & APOLLONIO M., 2006: Selection of rendezvous sites and reuse of pup raising areas among wolves *Canis lupus* of north-eastern Apennines, Italy. *Acta Theriologica*, 51: 395–404.
- CARPIO A.J., APOLLONIO M. & ACEVEDO P., 2021: Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51: 95–108.
- CHAPRON G., KACZENSKY P., LINNELL J.D.C., VON ARX M., HUBER D., ANDRÉN H., LÓPEZ-BAO J.V., ADAMEC M., ÁLVARES F., ANDERS O., BALEČIAUSKAS L., BALYS V., BEDŐ P., BEGO F., BLANCO J.C., BREITENMOSER U., BRØSETH H., BUFKA L., BUNIKYTE R., CIUCCI P., DUTSOV A., ENGLEDER T., FUXJÄGER C., GROFF C., HOLMALA K., HOXHA B., ILIOPOULOS Y., IONESCU O., JEREMIĆ J., JERINA K., KLUTH G., KNAUER F., KOJOLA I., KOS I., KROFEL M., KUBALA J., KUNOVAC S., KUSAK J., KUTAL M., LIBERG O., MAJIĆ A., MÄNNIL P., MANZ R., MARBOUTIN E., MARUCCO F., MELOVSKI D., MERSINI K., MERTZANIS Y., MYSLAJEK R.W., NOWAK S., ODDEN J., OZOLINS J., PALOMERO G., PAUNOVIĆ M., PERSSON J., POTOČNIK H., QUENETTE P.Y., RAUER G., REINHARDT I., RIGG R., RYSER A., SALVATORI V., SKRBINŠEK T., STOJANOV A., SWENSON J. E., SZEMETHY L., TRAJČE A., TSINGARSKA-SEDEFČEVA E., VÁŇA M., VEEROJA R., WABAKKEN P., WÖLFL M., WÖLFL S., ZIMMERMANN F., ZLATANOVA D. & BOITANI L., 2014: Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* (80), 346: 1517–1519.
- COUNCIL DIRECTIVE 92/43/EEC, 1992: On the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Online <https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/1992/43/oj/eng> (accessed on 2 January 2025).
- DRESSEL S., SANDSTRÖM C. & ERICSSON G., 2015: A meta-analysis of studies on attitudes toward bears and wolves across Europe 1976–2012. *Conservation Biology*, 29: 565–574.
- DULA M., DANĚK O., HULVA P., ŠRUTOVÁ J., MOKRÝ J., HORNÍČEK J., VOREL A. & JURÁNKOVÁ J., 2025: Feeding patterns and parasitofauna of wolves in southwestern Bohemia, Czech Republic. *Silva Gabreta*, 31: 67–81.

- FABBRI E., MIQUEL C., LUCCHINI V., SANTINI A., CANIGLIA R., DUCHAMP C., WEBER J.M., LEQUETTE B., MARUCCO F., BOITANI L., FUMAGALLI L., TABERLET P. & RANDI E., 2007: From the Apennines to the Alps: Colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology*, 16: 1661–1671.
- FLEMING C.H., FAGAN W.F., MUELLER T., OLSON K.A., LEIMGRUBER P. & CALABRESE J.M., 2015: Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology*, 96: 1182–1188.
- FRITTS S.H., STEPHENSON R.O., HAYES R.D. & BOITANI L., 2003: Wolves and Humans. In: *Wolves Behavior, Ecology, and Conservation*, MECH L.D. & BOITANI L. (eds) Chicago & London, University of Chicago Press: 289–317.
- GABLE T.D., JOHNSON-BICE S.M., HOMKES A.T. & BUMP J.K., 2024: Single visits to active wolf dens do not impact wolf pup recruitment or pack size. *Wildlife Biology*, 2024: e01195.
- GESE E.M. & MECH L.D., 1991: Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2946–2955.
- HELL P., SLAMEČKA J. & GAŠPÁRIK J., 2001: *Vlk v slovenských Karpatoch a vo svete* [The wolf in the slovakian Carpathians and in the world]. Parpress, Bratislava, 182 pp. (in Slovak).
- HULVA P., COLLET S., BARÁNKOVÁ L., VALENTOVÁ K., ŠRUTOVÁ J., BAUER H., GAHBAUER M., MOKRÝ J., ROMPORTL D., SMITH A. F., VOREL A., ZÝKA V., NOWAK C., ČERNÁ BOLEFÍKOVÁ B. & HEURICH M., 2024: Genetic admixture between Central European and Alpine wolf populations. *Wildlife Biology*, 2024: e01281.
- HULVA P., ČERNÁ BOLEFÍKOVÁ B., WOZNICOVÁ V., JINDŘICHOVÁ M., BENEŠOVÁ M., MYSLAJEK R.W., NOWAK S., SZEWCZYK M., NIEDŹWIECKA N., FIGURA M., HÁJKOVÁ A., SÁNDOR A.D., ZÝKA V., ROMPORTL D., KUTAL M., FINĐO S. & ANTAL V., 2018: Wolves at the crossroad: Fission–fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. *Diversity and Distributions*, 24: 179–192.
- JARAUSCH A., HARMS V., KLUTH G., REINHARDT I. & NOWAK C., 2021: How the west was won: genetic reconstruction of rapid wolf recolonization into Germany's anthropogenic landscapes. *Heredity*, 127: 92–106.
- KACZENSKY P., KLUTH G., KNAUER F., RAUER G., REINHARDT I. & WOTSCHIKOWSKY U., 2009: Monitoring of Large Carnivores in Germany. BfN-Skripten 251. Bonn, Bundesamt für Naturschutz, 99 pp.
- KACZENSKY P., LINNELL J., HUBER D., VON ARX M., ANDREN H., BREITENMOSE U. & BOITANI L., 2021: Distribution of large carnivores in Europe 2012–2016: Distribution maps for Brown bear, Eurasian lynx, Grey wolf and Wolverine, Dryad, Dataset. Online <https://doi.org/10.5061/dryad.pc866t1p3> (accessed on 2 January 2025).
- KALINOWSKI S.T., TAPER M.L. & MARSHALL T.C., 2007: Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, 16: 1099–1106.
- KOJOLA I., ASPI J., HAKALA A., HEIKKINEN S., ILMONI C. & RONKAINEN S., 2006: Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, 87: 281–286.
- KUTAL M., VÁŇA M., SUCHOMEL J., CHAPRON G. & LÓPEZ-BAO J.V., 2016: Trans-boundary edge effects in the western Carpathians: the influence of hunting on large carnivore occupancy. *Plos One*, 11: e0168292.
- KUTAL M., BELOTTI E., VOLFOVÁ J., MINÁRIKOVÁ T., BUFGA L., POLEDNÍK L., KROJEROVÁ J., BOJDA M., VÁŇA M., KAFKA P., POLEDNÍKOVÁ K., POSPÍŠKOVÁ J., DEKAR P., MACHCINÍK B., KOUBEK P. & DUL'A M., 2017: Occurrence of large carnivores – *Lynx lynx*, *Canis lupus*, and *Ursus arctos* – and of *Felis silvestris* in the Czech Republic and western Slovakia in 2012–2016 (Carnivora). *Lynx*, n. s., 48: 93–107.
- MARUCCO F., REINHARDT I., AVANZINELLI E., ZIMMERMANN F., MANZ R., POTOČNÍK H., ČERNE R., RAUER G., WALTER T., KNAUER F., CHAPRON G. & DUCHAMP C., 2023a: Transboundary Monitoring of the Wolf Alpine Population over 21 Years and Seven Countries. *Animals*, 13: 1–14.
- MARUCCO F., BOIANI M. V., DUPONT P., MILLERET C., AVANZINELLI E., PILGRIM K., SCHWARTZ M.K., VON HARDENBERG A., PERRONE D.S., FRIARD O.P., MENZANO A., BISI F., FATTORI U., TOMASELLA M., CALDEROLA S., CAROLFI S., FERRARI P., CHIOSO C., TRUC F., BOMBIERI G., PEDROTTI L., RIGHETTI D., ACUTIS P. L., GUGLIELMO F., HAUFFE H. C., ROSSI C., CANIGLIA R., ARAGNO P., LA MORGIA V., GENOVESI P. & BISCHOF R., 2023b: A multidisciplinary approach to estimating wolf population size for long-term conservation. *Conservation Biology*, 37: 1–12.
- MECH L.D. & BOITANI L., 2003: Wolf Social Ecology. In *Wolves Behavioral, ecology and conservation*, L. D. MECH & L. BOITANI (eds), Chicago & London: University of Chicago Press, pp. 1–34.
- NOWAK S. & MYSLAJEK R.W., 2016: Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. *Mammal Research*, 61: 83–98.
- PALMERO S., BELOTTI E., BUFGA L., GAHBAUER M., HEIBL C., PREMIER J., WEINGARTH-DACHS K. & HEURICH M., 2021: Demography of a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population within a strictly protected area in Central Europe. *Scientific Reports*, 11: 1–12.

- PLANILLO A., WENZLER-MEYA M., REINHARDT I., KLUTH G., MICHLER F.U., STIER N., LOUVRIER J., STEYER K., GILICH B., RIEGER S., KNAUER F., KUEMMERLE T. & KRAMER-SCHADT S., 2024: Understanding habitat selection of range-expanding populations of large carnivores: 20 years of grey wolves (*Canis lupus*) recolonizing Germany. *Diversity and Distributions*, 30(1): 71–86.
- PRITCHARD J.K., STEPHENS M. & DONNELLY P., 2000: Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945–959.
- REINHARDT I., KLUTH G., NOWAK C. & MYSLAJEK R.W., 2015: Standards for the monitoring of the Central European wolf population in Germany and Poland. BfN-Skripten 398. Bonn, Bundesamt für Naturschutz, 84 pp.
- REINHARDT I., KLUTH G., NOWAK C., SZENTIKS C.A., KRONE O., ANSORGE H. & MUELLER T., 2019: Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conservation Letters*, 12(3): 1–7.
- SALVATORI V., OKARMA H., IONESCU O., DOVHANYCH Y., FIND'O S. & BOITANI L., 2002: Hunting legislation in the Carpathian Mountains: Implications for the conservation and management of large carnivores. *Wildlife Biology*, 8: 3–10.
- SILVA I., FLEMING C.H., NOONAN M.J., ALSTON J., FOLTA C., FAGAN W.F. & CALABRESE J.M., 2022: Autocorrelation-informed home range estimation: A review and practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 13: 534–544.
- SZEWczyk M., NOWAK C., HULVA P., MERGEAY J., STRONEN A.V., BOLFÍKOVÁ B.A., CZARNOMSKA S.D., DISERENS T.A., FENCHUK V., FIGURA M., GROOT A., DE HAIDT A., HANSEN M.M., JANSMAN H., KLUTH G., KWIATKOWSKA I., LUBIŃSKA K., MICHAUX J.R., NIEDWIECKA N., NOWAK S., OLSEN K., REINHARDT I., ROMAŃSKI M., SCHLEY L., SMITH S., SPINKYTE-BACKAITIENE R., STACHYRA P., STĘPNIAK K.M., SUNDE P., THOMSEN P.F., ZWIJACZ-KOZICA T. & MYSLAJEK R.W., 2021: Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population. *Wildlife Biology*, 2021: 1–7.
- VOJTĚCH O. & MOKRÝ J., 2024: Tak co dělají vlci na Šumavě? [What are wolves doing on Šumava Mts.?] *Šumava* 2: 13–14.
- VOREL A., KADLEC I., TOULEC T., SELIMOVIC A., HORNÍČEK J., VOJTĚCH O., MOKRÝ J., PAVLAČÍK L., ARNOLD W., CORNILS J., KUTAL M., DUL'A M., ŽÁK L. & BARTÁK V., 2024: Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. *Wildlife Biology*, 2024: e01245.
- WORTON B.J., 1989: Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70(1): 164–168.

Received: 5 August 2024

Accepted: 17 June 2025