



La reconquête de la plaine anthropisée : facteurs écologiques influençant la colonisation du loup (*Canis lupus*) dans la plaine du Pô occidentale (nord-ouest de l'Italie)

Published by Associazione Teriologica Italiana Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy	Volume 36 (1): 16-22, 2025	 OPEN ACCESS
Available online at: http://www.italian-journal-of-mammalogy.it		
		doi:10.4404/hystrix-00776-2025
Research Article		
Reclaiming the man-made plain: ecological factors influencing the colonization of the wolf <i>Canis lupus</i> in the western Po Plain (NW Italy)		
Luca CANOVA ^{1,*} , Alberto MERIGGI ²		
¹ Dept of Chemistry, Univ. of Pavia ² Dept of Earth and Environmental Sciences, Univ. of Pavia		

Résumé

Le loup (*Canis lupus*) est en train de recoloniser la plaine du Pô, avec une intensité et des schémas variables selon les zones ; dans la province de Lodi, la colonisation par les loups semble se faire très rapidement en raison de la proximité des vallées de la Trebbia et de la Nure, dont les meutes alimentent la dispersion de l'espèce. Entre 2019 et 2024, nous avons recueilli 109 observations portant sur un total de 183 loups, qui se sont installés dans la partie centre-sud de la province, privilégiant les zones vallonnées et les rives des fleuves Pô, Adda et Lambro. Une surveillance intensive a fourni des données utiles pour estimer certains paramètres de population ; la taille moyenne des portées était de 4,8 petits et la taille des meutes de 8 à 9 loups, des données conformes à la littérature, tandis que la densité moyenne, de 0,9 individu/km² (fourchette = 0,73-1,09), était inférieure à celle de plusieurs populations protégées Européennes et proche des densités des populations faisant l'objet d'un abattage sélectif. Les routes, les zones urbaines et les prairies ont une influence **négative** sur la présence du prédateur, qui est favorisée par les espaces verts proches des agglomérations urbaines et, bien que de manière non significative, par les zones humides. **En revanche**, une présence stable est favorisée à la fois par le couvert forestier entouré de cultures extensives et par la présence de zones humides et de bassins d'eau, qui peuvent fournir des proies telles que le ragondin (*Myocastor coypus*) et peut-être rendre l'accès aux tanières plus difficile, réduisant ainsi les perturbations pendant la reproduction. Le réseau routier a un effet **négatif** sur la présence du loup, **mais pas** sur la stabilité de son peuplement, malgré le taux de mortalité élevé dû aux collisions avec des véhicules, qui peut éliminer jusqu'à 75% de la portée annuelle produite par certains couples. La faible densité observée jusqu'à présent rend probable une augmentation de la population dans les prochaines années, mais la vitesse de recolonisation sur l'ensemble du territoire pourrait être ralentie par le taux de mortalité élevé qui entrave la dispersion post-reproductive.

Mots-clés : modélisation, qualité de l'habitat, peuplement, loup, dispersion, plaine du Pô

INTRODUCTION

L'expansion du loup dans une grande partie de son aire de répartition historique dans le Paléarctique occidental a été décrite en détail (Chapron et al., 2014 ; Boitani et al., 2022). Au cours de son expansion territoriale, le loup a démontré une forte capacité d'adaptation environnementale et comportementale (Zlatanova et al., 2014), s'installant dans des habitats fortement anthropisés et urbanisés où il était absent depuis plusieurs siècles (Herzog, 2018 ; Boitani et al., 2022 ; Zanni et al., 2023 ; Meggiorini et al., 2024 ; De Feudis et al., 2025).

Dans la partie occidentale de la vallée du Pô, l'expansion et la dispersion du loup depuis les zones montagneuses à forte densité vers des zones à plus faible densité, telles que la plaine sous-jacente (Meriggi et al., 2020), sont une conséquence de l'augmentation démographique des populations voisines des Apennins (Torretta et al., 2024). **En se déplaçant des Apennins vers les plaines, l'espèce a connu un changement radical d'habitat, de régime alimentaire et de relations sociales** ; elle a également pénétré dans un habitat fortement peuplé par les humains, les animaux de compagnie et le bétail, avec un réseau dense de routes, d'autoroutes, de canaux et de zones urbaines (Meriggi et al., 2020 ; Torretta et al., 2024). **Les chercheurs disposent désormais de preuves solides indiquant que, malgré les énormes différences entre les écosystèmes d'origine et les écosystèmes colonisés, les loups peuvent s'adapter rapidement à de nouveaux habitats (Mech, 2017), notamment en modifiant leur régime alimentaire, en s'adaptant aux rares vestiges de végétation semi-naturelle et en reconstituant des groupes sociaux après la phase de dispersion** (Jedrzejewski et al., 2004, 2008 ; Kojola et al., 2006 ; Nokamura et al., 2021).

La province de Lodi est une petite zone de la région de Lombardie, s'étendant du Pô jusqu'aux abords de l'agglomération Milanaise (Roy, 2002) ; les fleuves Pô au sud, Lambro à l'ouest et Adda à l'est en marquent les limites naturelles, tandis que le territoire rejoint progressivement la matrice métropolitaine urbanisée au nord. Bien que le territoire soit densément peuplé et urbanisé, il constitue un important **corridor** de dispersion pour le loup, car il se trouve face aux vallées des Apennins (vallées de la Trebbia et de la Nure), qui abritent de nombreuses meutes reproductrices de ce prédateur (Meriggi et al., 2015 ; Torretta et al., 2024).

Dans la province de Lodi, le loup a disparu localement en 1765, comme en témoigne le dernier rapport enregistré concernant une femelle enragée abattue à Orio Litta, après avoir attaqué environ 16 personnes (Archives de l'Osedale Maggiore de Milan). Ce rapport présentait toutefois déjà les caractéristiques d'un événement exceptionnel et concernait un individu isolé et malade (Comincini, 1991). Il est très probable que le loup, en tant qu'espèce indigène capable d'une reproduction stable, ait disparu au moins un siècle plus tôt.

Depuis 2019, le loup a été observé avec une fréquence inhabituelle dans la plaine de Lodi, où il s'est établi et a reproduit dès la première année de sa présence, formant rapidement plusieurs meutes et s'étendant rapidement vers le nord. Il est important de comprendre les caractéristiques de l'habitat et les caractéristiques trophiques qui ont permis au loup d'établir rapidement des meutes stables capables d'alimenter l'expansion de l'espèce vers le nord afin **i)** de fournir des informations utiles pour améliorer la gestion d'un grand prédateur dans des zones densément peuplées, **ii)** de comprendre comment et si les zones de plaine peuvent

soutenir des populations de loups viables, **iii**) comprendre si les corridors écologiques de la vallée du Pô sont en mesure de garantir la **connectivité** entre les populations de loups des Apennins et des Alpes, en plus de celles le long des Apennins ligures.

L'objectif de cette étude était de décrire la dynamique de l'expansion du loup dans la province de Lodi et d'identifier les caractéristiques environnementales qui permettent le processus de recolonisation. En particulier, nous avons analysé la dynamique de la présence du loup dans les communes de la province de Lodi (**Lombardie**) de 2019 à 2023 et nous avons mis en relation la présence stable avec les caractéristiques environnementales. Notre **hypothèse** principale est que le loup est favorisé par l'extension des forêts le long des cours d'eau et défavorisé par l'anthropisation de la région.

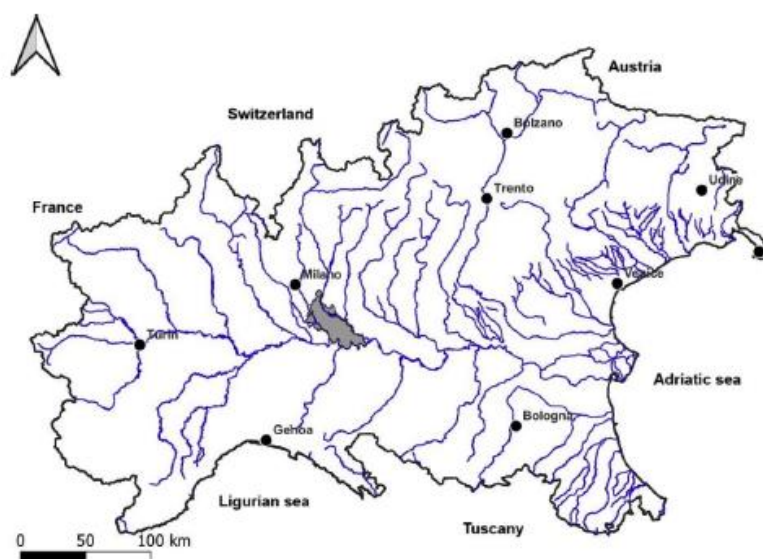


Figure 1. Situation géographique de la province de Lodi dans le nord de l'Italie (en gris). Les principales villes et les principaux cours d'eau sont indiqués

Zone d'étude et méthodologie

Zone d'étude et variables environnementales

La zone d'étude (782 km²) correspond à la province de Lodi, située dans le sud de la Lombardie (Figure 1) ; il s'agit de l'avant-dernière province en termes de superficie, mais de la sixième sur onze en termes de densité de population (293 habitants/km²), qui a connu une croissance rapide au cours des trente dernières années. La zone est **fortement urbanisée** dans sa partie nord, à la limite de la métropole Milanaise, tandis que la densité de population est plus faible dans la partie sud, le long du Pô. **Cependant**, ces zones connaissent une transformation urbaine rapide due à l'expansion des industries locales et des dépôts de fret. Les fleuves Pô, Adda et Lambro marquent les limites sud, est et ouest. D'un point de vue géologique, la région appartient au bassin sédimentaire padan et a pris sa forme après le Wurm, lorsque les phénomènes sédimentaires fluvioglaciaires ont cessé. À la fin de la période glaciaire, le niveau dit fondamental de la plaine s'est formé, qui a été progressivement érodé par les fleuves, créant des vallées fluviales et des terrasses que l'on peut encore observer dans la plaine. La zone d'étude se caractérise par une légère pente vers le sud et une uniformité morphologique générale, à l'exception du réseau hydrographique secondaire, qui s'étend sur environ 2 300 km à travers la province. L'environnement de la province de Lodi se caractérise par de vastes zones agricoles, principalement consacrées aux cultures céréalières, dominées

par des cultures intensives à rotation courte (maïs et cultures annuelles apparentées), qui couvrent 74,3% de la superficie. Les zones anthropisées représentent 13,1%, comprenant les zones urbaines (6,2%), les zones industrielles (4,7%) et les infrastructures (2,1%) ; les zones boisées constituent une troisième variable d'habitat importante (3,8%). Les autres variables d'habitat, telles que les zones boisées cultivées et les zones de broussailles, ainsi que les routes et les infrastructures, représentent chacune environ 2% de la superficie totale, tandis que les bassins d'eau, les bras morts et la végétation naturelle associée sont moins importants et représentent moins de 1% (Tableau 1).

Tableau 1. Caractéristiques générales de l'habitat dans la zone d'étude. Les données correspondent à la superficie totale de l'ensemble de la commune de la province de Lodi ($n = 61$)

Variable	total area (ha)	%	min	max
Cultivated land	61166.5	74.3	170.2	2567.4
Urban areas	5119.1	6.2	6.1	590.1
Woodland	3121.7	3.8	1.9	206.7
Reforestation, poplar groves	2939.0	3.6	0	437.8
Factories	2509.4	3.0	0.8	207.8
Farmhouse	1925.4	2.3	4.7	92.8
River and riparial habitat	1870.9	2.3	0	242.4
Shrubland	1642.4	2.0	1.2	136.5
Roads and highways	1268.3	1.5	0	156.0
Urban parks	338.3	0.4	0	63.2
Water basin	252.3	0.3	0	48.1
Natural habitat	133.3	0.2	0	25.4
Landfills and degraded areas	66.7	0.1	0	11.7

RESULTATS

Dynamique temporelle de la recolonisation

La colonisation de la province de Lodi par les loups a débuté en 2019, lorsque nous avons enregistré la présence de l'espèce dans quatre communes couvrant au total 74,12 km². Au cours des années suivantes, la présence du loup s'est étendue, pour occuper progressivement, en 2023, une superficie de 253,76 km² et 18 communes. En 2024, nous avons enregistré une légère contraction de l'aire de répartition du loup, avec 14 communes occupées pour un total de 223,0 km² (Figure 2) ; à la fin de la période d'étude en 2024, des loups ont été recensés sur 27,1% de la superficie totale de la zone d'étude.

De 2019 à fin 2024, nous avons recueilli dans la province 109 données de localisation de loups, représentant 183 observations (Annexe B SD). Les données comprennent des observations directes d'individus (84,7%) et des prédatons (7,7%), tandis que les collisions avec des véhicules et les signes de présence représentaient respectivement 6,0% et 1,6%. Au cours de la période d'observation, le nombre moyen d'individus par observation (\pm SE) était de $1,7 \pm 1,25$ (1-9), allant d'un maximum de $2,3 \pm 2,5$ en 2019 à un minimum de $1,3 \pm 0,6$ en 2020, tandis que le nombre total d'individus enregistrés a atteint un maximum de 57 et 62 en 2021 et 2023, respectivement.

La reproduction de l'espèce s'est répétée au fil des ans et des couples reproducteurs ainsi que de petits groupes se sont établis de manière permanente dans certaines des premières zones de peuplement, toutes situées à proximité d'aires protégées et de réserves naturelles le long de la rivière Adda. Une première reproduction a été signalée en 2019 le long d'un des bras naturels près de la rivière Adda, mais elle ne s'est pas reproduite. Aucune reproduction n'a été confirmée en 2020, mais en 2021, un couple s'est reproduit le long du cours principal de

l'Adda. À partir de 2022, au moins 4 reproductions ont été signalées chaque année dans quatre communes (Figure 2) ; une reproduction potentielle a également été signalée le long du cours de l'Adda au nord de Lodi, mais il n'a pas été possible de la vérifier. Les portées comptaient en moyenne $4,8 \pm 2,1$ petits et les moyennes annuelles variaient d'un minimum de $3,7 \pm 0,5$ en 2022 à un maximum de $6,3 \pm 2,5$ l'année suivante. La répétition des événements de reproduction a favorisé la constitution d'au moins trois meutes de loups sur les territoires de trois communes, dont l'une comptait jusqu'à 9 individus en 2022 et 8 en 2024. Toutes les meutes sont restées ensemble jusqu'à la fin de l'été chaque année, et dans certains cas jusqu'à la fin décembre, après quoi elles se sont rapidement réduites, probablement à la suite de la dispersion des jeunes. Dans un seul cas, une jeune femelle est restée en contact avec le couple adulte jusqu'à la reproduction l'année suivante.

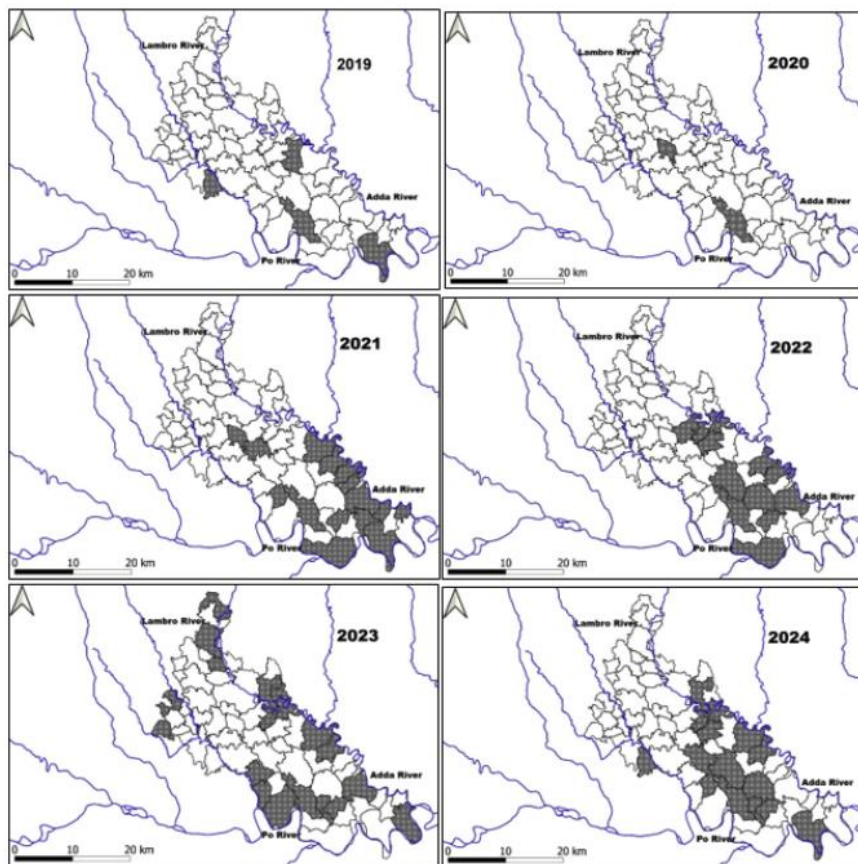


Figure 2. Évolution chronologique de la colonisation par le loup gris (*Canis lupus*) dans la zone d'étude (2019-2024)

Dans le cas de la plus grande meute de loups, la mortalité due aux collisions avec des véhicules était élevée. De nombreux louveteaux sont morts pendant la période de dispersion automne-hiver : sur un total de 63 observations de louveteaux enregistrées entre 2021 et 2024, 8 sont morts suite à des collisions avec des véhicules avant l'hiver et 7 d'entre eux provenaient de la zone de la réserve naturelle de « Monticchie », où se trouve le plus grand groupe de loups. Ici, la mortalité par cohorte variait d'un minimum de 50% en 2022-2023 à un maximum de 75% en 2024 ; dans certaines zones, la mortalité due aux collisions avec des véhicules pourrait donc anéantir la productivité nette des populations locales de loups.

Caractéristiques de l'habitat influençant la recolonisation

Les communes où des loups ont été observés au moins une année au cours de la période d'étude présentaient des différences par rapport à celles où le loup n'a jamais été présent pour sept variables environnementales (Tableau 2). En particulier, les zones urbaines et les prairies étaient plus représentées là où la présence du loup n'a jamais été enregistrée, tandis que les terres arables, les peupleraies, les zones de broussailles, les cours d'eau et les bassins d'eau affichaient des pourcentages plus élevés dans les communes où le loup était présent.

Tableau 2. Valeurs moyennes en pourcentage (écart-type) des variables environnementales présentant des différences significatives entre les communes où le loup est présent ($N = 28$) et celles où il est absent ($N = 35$) (test t de Student)

Variables	Presence	Absence	t	P
Poplars	3.5 (0.74)	1.5 (0.22)	2.87	0.006
Meadows	7.1 (1.35)	10.8 (1.31)	1.99	0.051
Scrubland	2.0 (0.27)	1.1 (0.16)	2.96	0.004
Watercourses	2.5 (0.49)	1.3 (0.24)	1.30	0.018

Entre les municipalités présentant une présence stable de loups et celles où la présence était sporadique ou inexistante, des différences significatives n'ont été observées que pour les forêts de feuillus, les bassins d'eau et les réserves naturelles ; toutes ces variables présentaient des pourcentages plus élevés dans les municipalités où la présence du loup était stable (Tableau 3).

Tableau 3. Valeurs moyennes en pourcentage (écart-type) des variables environnementales présentant des différences significatives entre les communes où la présence du loup est stable et celles où elle est sporadique (test t de Student)

Variables	Stable presence	Sporadic presence	t	P
Arable lands	82.1 (1.72)	62.8 (1.39)	2.05	0.044
Poplars	3.8 (1.17)	2.0 (0.33)	2.08	0.042
Tree crops	1.5 (1.22)	0.1 (0.03)	2.16	0.035
Deciduous woods	2.2 (0.87)	0.9 (0.24)	2.20	0.032
Riparian woods	4.9 (2.05)	2.5 (0.22)	2.10	0.040
Wetlands	0.4 (0.18)	0.1 (0.03)	3.03	0.004
Nature reserve	3.8 (3.13)	0 (0)	2.34	0.023

Cinq variables environnementales ont été intégrées au modèle de présence/absence du loup, dont quatre avec des effets significatifs ($AICc = 64,63$) ; les prairies, les zones urbaines et les routes ont montré des effets négatifs sur la probabilité de présence du loup, tandis que les espaces verts urbains ont eu un effet positif (Tableau 4). Les zones humides ont également eu un effet positif, mais non significatif. La déviance expliquée (D^2) du modèle était de 0,39 et la courbe ROC a montré une bonne performance du modèle ($AUC = 0,89$; IC à 95% : 0,80-0,96 ; Figure 3). Le modèle a correctement classé 82,5% des cas d'origine (75,0% des cas de présence et 88,6% des cas d'absence). Aucune colinéarité n'a été observée parmi les variables sélectionnées.

Six variables environnementales ont été intégrées au modèle de présence stable des loups dans les communes de la province de Lodi ($AICc = 48,24$), dont cinq (zones humides, terres arables, cultures arboricoles, peupliers et bassins hydrographiques) ont eu des effets positifs et significatifs ; les zones urbaines ont également eu un effet positif mais non significatif (Tableau 5). La déviance expliquée du modèle était de 0,949 et l'analyse ROC a montré une excellente capacité de discrimination du modèle ($AUC = 0,92$; IC à 95% = 0,82-0,99 ; $P < 0,0001$) (Figure 4). Le modèle a correctement classé 92,1% du total des cas (98,0% des cas

de présence ou d'absence sporadique et 71,4% des cas de présence régulière). Les variables intégrées au modèle ne présentaient aucune colinéarité.

Tableau 4. Résultats du modèle GLM concernant la présence (1) et l'absence (0) du loup dans les communes de la province de Lodi

Variabiles	Coefficients	SE	Wald	P	Exp(b)	VIF
Meadows	-0.2	0.07	6.52	0.011	0.83	1.4
Urban areas	-0.5	0.18	7.98	0.005	0.61	2.0
Urban green areas	2.7	1.17	5.14	0.023	15.17	3.2
Roads	-1.1	0.43	6.29	0.012	0.34	2.0
Wetlands	1.4	1.09	1.75	0.186	4.24	1.2
Intercept	3.4	1.11	9.09	0.003	29.01	

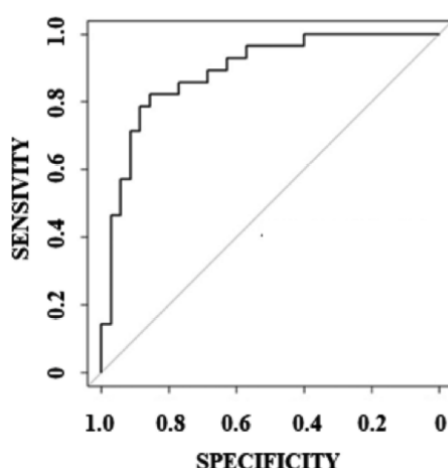


Figure 3. Courbe ROC du modèle GLM pour la présence/absence de loups dans les communes de la province de Lodi (la ligne grise représente la courbe d'un modèle classant les cas de manière aléatoire)

Le modèle a prédit une probabilité de présence stable de l'espèce $> 0,5$ dans 10 communes pour une superficie totale de 160,22 km² et une probabilité $> 0,7$ dans 6 communes (94,5 km²). Les communes présentant la probabilité la plus élevée de présence stable étaient situées le long des fleuves Pô et Adda et sur les collines (Figure 5).

Tableau 5. Résultats du modèle linéaire général (GLM) concernant la présence stable (1) et la présence sporadique (0) du loup dans les communes de la province de Lodi

Variabiles	Coefficients	SE	Wald	P	Exp(b)	VIF
Wetlands	5.7	1.99	8.34	0.004	2.97	1.2
Urban areas	0.2	0.13	2.91	0.088	1.25	2.0
Arable lands	0.3	0.12	7.63	0.006	1.41	3.2
Tree crops	2.7	1.00	7.36	0.007	1.54	2.0
Poplars	0.5	0.23	5.34	0.021	1.69	1.4
Water basins	1.5	0.65	4.90	0.027	4.34	1.4
Intercept	-30.5	10.84	7.87	0.005	>0.0001	

DISCUSSION

Les populations de loups connaissent une croissance constante et rapide sur une grande partie de leur aire de répartition depuis environ 20 ans (Mech, 2017) ; au cours de cette période, elles ont reconquis la plupart des territoires perdus entre le XVIII^{ème} et le XX^{ème} siècle, principalement en raison de la persécution et de la concurrence avec les humains (Chapron et al., 2014 ; Fardone et al., 2025). Cette première phase du processus de recolonisation a d'abord concerné les zones montagneuses et péri-montagneuses, puis les

zones moins élevées caractérisées par un fort degré de naturalité en Europe du Nord (c'est-à-dire le nord de la Pologne ; Jedrzejewski et al. 2004 ; en Italie, cette deuxième phase de consolidation de la population de loups a concerné la vallée du Tessin, l'un des rares cours d'eau Italiens à offrir un corridor écologique entre les Alpes et la vallée du Pô (Dondina et al., 2020 ; Fardone et al., 2025). L'expansion de l'espèce se poursuit à un rythme rapide et le loup colonise effectivement la vallée du Pô, l'une des zones les plus densément peuplées d'Europe.

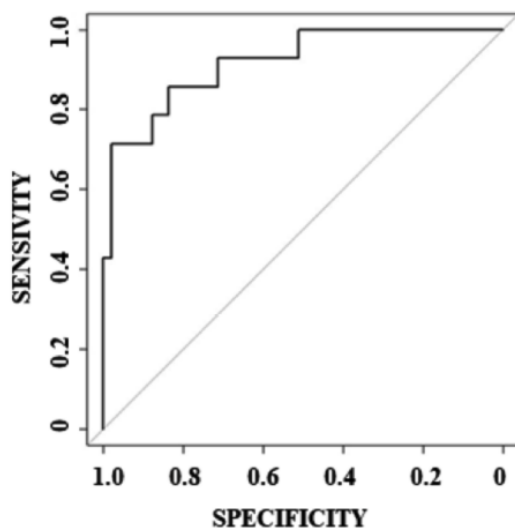


Figure 4. Courbe ROC du modèle GLM pour la présence stable de loups dans les communes de la province de Lodi (la ligne grise représente la courbe d'un modèle classant les cas de manière aléatoire)

Cette nouvelle phase d'expansion du loup est très différente des précédentes, qui s'expliquaient simplement par des facteurs socioculturels tels que les effets positifs de la protection juridique, l'abandon progressif des Apennins par l'homme et l'augmentation consécutive des habitats naturels et des proies, ainsi que la réduction constante du nombre de chasseurs et de braconniers au cours des dernières décennies (Haller et Bender, 2018). La recolonisation de la vallée du Pô, une zone où l'espèce s'était éteinte à la fin du XVIII^{ème} siècle, mais d'où elle avait déjà presque disparu deux siècles plus tôt, présente des caractéristiques tout à fait nouvelles, puisqu'il s'agit de la zone la plus densément peuplée d'Italie et l'une des plus densément peuplées d'Europe (Livani et al., 2023). La plaine du Pô est une zone fortement urbanisée et dotée d'infrastructures développées qui, du moins à première vue, ne présente pas les caractéristiques environnementales adaptées à ce prédateur en dehors des parcs et des réserves naturelles. (Zimmermann et al., 2014 ; Bassi et al., 2015 ; Zanni et al., 2023 ; Fardone et al., 2025). Bien que la recolonisation de l'ensemble de l'aire de répartition Européenne du loup soit encore en cours, et bien que certaines parties de l'aire de répartition historique ne puissent être récupérées que par réintroduction (par exemple en Grande-Bretagne), il est clair que si l'espèce venait à coloniser la vallée du Pô en Italie, elle serait en mesure de reconquérir l'ensemble de l'Europe, à l'exception des zones urbaines les plus densément peuplées.

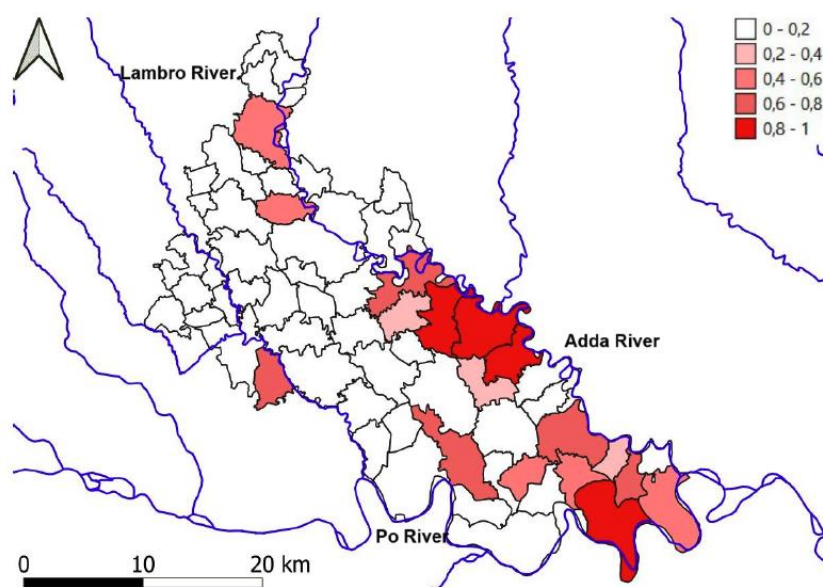


Figure 5. Carte de probabilité de présence

Dans les plaines de la basse Lombardie, les premières observations de loups errants ont eu lieu dans notre zone d'étude, tandis que dans les plaines de la région voisine d'Émilie-Romagne (province de Plaisance), la présence de loups avait déjà été signalée depuis 2012. La diffusion des loups dans notre zone d'étude ne semble pas être un phénomène continu et progressif, mais plutôt soudain et relativement étendu. Toutes les observations de 2019 ont eu lieu en automne et concernaient des jeunes individus en phase de dispersion apparaissant dans des territoires relativement éloignés. L'année suivante, une diminution du nombre de signalements et de territoires colonisés a été observée, malgré la reproduction dans l'une des premières communes colonisées. Puis, entre 2021 et 2023, l'espèce s'est répandue dans toutes les communes bordant le Pô au sud, l'Adda à l'est, ainsi que les zones vallonnées et le Lambro le long de la limite occidentale de la province. Cette expansion, au cours de laquelle nous avons enregistré au moins 4 nouvelles reproductions et où des reproductions récurrentes sont confirmées dans les zones de peuplement initial, est suivie d'une nouvelle phase de légère contraction en 2024. **Le schéma décrit ici semble refléter un processus progressif de « pulsation » de recolonisation, dans lequel plusieurs jeunes individus s'installent, bien que pour une période limitée, dans de nouvelles communes, tandis que des couples reproducteurs adultes s'établissent dans des communes qui, ayant été acquises au cours des années précédentes, se sont révélées plus propices à accueillir des couples adultes de manière stable.**

Paramètres de population

Bien que les résultats de notre étude reposent également sur une collecte de données opportuniste, ils semblent confirmer ce que l'on sait dans la littérature sur les populations de loups en Europe. Il est donc probable que certaines des généralisations suivantes soient largement fiables et utiles pour comprendre la dynamique des populations de loups dans les zones densément peuplées. De 2021 à 2024, la densité moyenne de loups dans la zone d'étude était de 0,89 ind/km² (fourchette = 0,73-1,09 ind/km²), une valeur inférieure à celle observée dans les zones protégées en Espagne (1,7 ind/km² ; Nakamura et al. 2021, 2,9 ind/km² ; Blanco et Cortés 2007), en Pologne (1,2-1,9 ind/km² ; Myslajek et al., 2018) et en Italie (4,7 ind/km² ; Apollonio et al. 2004), **mais plus proche des densités observées là où l'espèce fait**

l'objet d'un **abattage sélectif**, comme en Biélorussie (0,9-1,5 ind./km² ; Okarma et al. 1998), la Suède (<0,01 ind./km² en Finlande et en Suède ; Kojola et al., 2006, Dalerum et al., 2019).

Les données sur les portées et les meutes présentent également certaines similitudes avec celles recueillies en Europe. Notre estimation d'une taille moyenne de portée de 4,8 petits est compatible avec les données de Sidorovich et al. (2007), qui ont rapporté des portées moyennes de 4,8 à 7,7 en Biélorussie. La taille estimée de nos meutes (8-9 individus) est également compatible avec les données provenant d'Espagne (6,2 ; Nakamura et al. 2021, 6,5 ; Barrientos 2000 ; 9,3 ; Fernández-Gil et al. 2013), en Pologne (4-5 ; Okarma et al. 1998), en France (moyenne = 3,8, min = 2, max = 12 ; Duchamp et al. 2012) et en Italie (moyenne = 4,2, max = 7 ; Apollonio et al. 2004).

La comparaison globale entre nos paramètres de population et ceux disponibles sur les populations Européennes semble indiquer que certains paramètres post-reproductifs sont assez similaires, tandis que les données sur la densité de population s'apparentent davantage à celles des populations de loups abattus. Ces données suggèrent que notre population est encore en dessous de la capacité de charge et en pleine expansion démographique, et qu'elle pourrait augmenter en nombre dans les années à venir.

Loups résidents vs. loups en dispersion : différences dans les caractéristiques de l'habitat

La présence du loup est associée à une triade de variables (étendue des bosquets de peupliers, des bassins d'eau et des zones de broussailles) qui définissent les environnements riverains et de plaine inondable dans lesquels l'espèce peut trouver refuge, tandis qu'elle est affectée négativement par la superficie des prairies. Comme cette variable est directement corrélée à la superficie des milieux boisés, des bassins hydrographiques et des zones protégées, nous pensons que ce chiffre reflète une préférence du loup pour les zones naturelles non fragmentées par des cultures telles que les prairies. Dans l'ensemble, le modèle GLM confirme la **comparaison univariée** et décrit un contexte environnemental facilement interprétable, où les routes et les zones urbaines, ainsi que les prairies, constituent des prédicteurs **défavorables** pour le loup, tandis que les espaces verts urbains contribuent de manière positive et significative au modèle. Dans la province de Lodi, de nombreuses villes et villages sont traversés par des rivières et des canaux qui, à proximité des agglomérations, préservent souvent des espaces verts et des forêts qui, loin des villes, ont été supprimés. Nous considérons qu'il est probable que cette variable, qui est en effet positivement corrélée aux zones urbaines ($r = 0,43$, $n = 63$, $p < 0,0001$), apporte une contribution positive au modèle en décrivant des zones de perturbation anthropique limitée dans des contextes de forte densité de population.

Les **caractéristiques environnementales** qui influencent la présence stable ou irrégulière des loups dans les communes sont légèrement différentes. Comme le montre le **Tableau 3**, le couvert arboré dans les zones humides, assuré par les forêts naturelles, mais aussi par les peupleraies et le reboisement, est plus élevé là où le loup est présent de manière régulière et stable ; **cependant**, la stabilité de la présence du loup semble également être influencée positivement par les vastes terres cultivées. Dans notre zone d'étude, l'alternance entre de petites zones protégées et de vastes étendues de terres arables est un phénomène dichotomique ($r = 0,46$, $n = 63$, $p < 0,0001$) : à la limite de la première catégorie, la seconde

commence brusquement, sans zones de transition où la nature sauvage diminue progressivement.

Le loup est susceptible de s'installer de manière permanente dans les petites zones protégées, même à proximité des zones urbaines, où de vastes espaces ouverts permettent un contrôle efficace des sources de danger ou de perturbation. Le modèle GLM confirme largement les résultats de la comparaison univariée, attribuant une influence positive aux zones humides et aux bassins d'eau présentant une forte couverture arborée et des cultures environnantes étendues. Même les zones urbaines, dont l'effet n'est pas significatif, semblent avoir un effet positif sur la présence stable de l'espèce, confirmant ce qui a été évoqué plus haut. **La contribution des zones humides et des bassins d'eau au modèle est importante car la dynamique de la répartition du loup dans la zone d'étude est également influencée par la disponibilité des ressources alimentaires.**

En Europe, la présence et l'abondance des loups sont corrélées à la disponibilité d'ongulés sauvages, une ressource trophique qui est rare dans la zone d'étude. Là où les ongulés sauvages sont rares, le bétail peut devenir une ressource trophique d'une importance considérable pour le loup (Meriggi et Lovari, 1996 ; Meriggi et al., 2011 ; Zlatanova et al., 2014). **Cependant**, dans la province de Lodi, comme dans l'ensemble de la vallée du Pô, le bétail n'est pas laissé en pâturage à l'air libre, mais est élevé et gardé dans des étables, et n'est donc pas accessible aux loups. D'après des analyses fécales préliminaires, la principale ressource alimentaire du loup dans notre région est le ragondin *Mvocastor coypus* et, dans une bien moindre mesure, le lapin de Floride *Sylvilagus floridanus* (Torretta, communication personnelle ; $M. coypus = 98\%$ $S. floridanus = 2,0\%$ $n = 28$). Les ragondins sont communs dans la province de Lodi en raison du réseau hydrographique dense et sont largement répandus dans les zones humides et les bassins d'eau : la contribution de ces variables au modèle peut également indiquer la présence de ressources alimentaires, qui sont fondamentales pour la survie de l'espèce.

L'hypothèse selon laquelle le ragondin est un élément clé de l'expansion réussie du loup dans les provinces du sud de la Lombardie est étayée par sa densité dans notre zone d'étude, qui est de loin la plus élevée de la région (environ 131,9 ind/km² ; Balestrieri et al. 2016, recalculé). Nous avons observé des similitudes et des différences avec les données de la littérature et les analyses récentes de l'adéquation environnementale de l'ensemble de la vallée du Pô (Dondina et al., 2020 ; De Feudis et al., 2025 ; Fardone et al., 2025).

Notre étude **confirme** l'importance du couvert forestier, même de petite taille, pour assurer la présence et la stabilité des meutes de loups, **mais contrairement** à ce qui a été observé par d'autres auteurs, dans notre cas, une présence stable du loup ne semble pas être conditionnée négativement par des éléments anthropiques tels que les routes, les autoroutes et les voies ferrées. **Une bonne tolérance aux établissements humains a également été constatée en Toscane, en particulier dans les zones récemment colonisées par les loups ; cela s'explique par l'augmentation de la population de loups et la réduction des zones plus naturelles non encore occupées où les loups en dispersion peuvent s'installer** (Zanni et al., 2023). Les choix environnementaux des populations locales de loups, également dus à la **plasticité** écologique de l'espèce, sont très variables, mais dans la plupart des études publiées, les routes, les zones urbaines et les cultures réduisent la connectivité des populations en

agissant comme des barrières importantes à la dispersion des loups (Jedrzejewski et al., 2004 ; Rodríguez-Freire et Crecente-Maseda, 2008 ; Dondina et al., 2020 ; De Feudis et al., 2025). Dans notre cas, malgré le taux élevé de mortalité due aux collisions avec des véhicules, l'extension du réseau routier ne semble pas affecter les choix d'habitat lorsque les loups stabilisent leur présence. Si d'autres conditions environnementales sont réunies, le loup s'installe toujours à proximité des réseaux routiers, malgré leur influence négative sur la reproduction qui freine son expansion.

Conclusions

1. La colonisation de zones de plaine densément urbanisées constitue une étude de cas pour le loup, qui est à nouveau menacé dans plusieurs régions d'Europe par le déclassement prévu de son statut de conservation. **En effet**, la reconquête de zones urbaines densément peuplées pourrait constituer la phase finale de la recolonisation de l'aire de répartition historique Européenne et le début d'une nouvelle phase de coexistence entre l'homme et un grand carnivore.
2. Les faibles densités observées dans la province de Lodi, qui se rapprochent davantage de celles des populations soumises à l'abattage que de celles des populations protégées, suggèrent que la population est en dessous de la capacité de charge et que l'expansion de l'espèce dans les plaines est bien engagée et pourrait s'accélérer dans les années à venir.
3. La présence des loups est principalement influencée par l'étendue des formations forestières naturelles ou artificielles, tandis que la stabilité d'une population est également favorisée par les zones humides, les réservoirs abandonnés et la présence d'espaces verts à proximité des zones habitées ; les zones protégées résiduelles composées de zones humides et de forêts, où il est plus facile de trouver refuge, favorisent son implantation même à proximité des établissements humains. **De plus**, les zones humides et les bassins hydrographiques abritent également d'abondantes populations de ragondins, une espèce qui, selon des analyses préliminaires, constitue la quasi-totalité du régime alimentaire du loup dans notre zone d'étude.
4. **Contrairement** à d'autres rapports, le loup ne semble pas être affecté négativement par la présence d'un réseau dense d'autoroutes, de routes et de voies ferrées, même si la mortalité des jeunes loups peut atteindre jusqu'à 75% de la productivité annuelle. La mortalité due aux collisions avec des véhicules est en augmentation et pourrait être liée à l'utilisation de rodenticides en agriculture : en effet, des recherches récentes montrent que presque tous les loups percutés par des véhicules ont été testés positifs à la warfarine et à d'autres anticoagulants (Musto et al., 2024).
5. Sur la base des données recueillies, nous pensons que l'espèce continuera à s'étendre dans la province de Lodi jusqu'à atteindre la région de Milan, qui est désormais proche des zones urbaines les plus septentrionales atteintes par le loup. La ceinture métropolitaine entourant Milan et son réseau autoroutier peuvent être considérés comme un puits de dispersion empêchant l'espèce d'atteindre rapidement les Alpes en se reconnectant avec les populations existantes.
6. En l'absence d'abattage et avec des niveaux de conflit social relativement faibles, le rétablissement de la plaine de Lodi dépend actuellement de la mortalité due aux collisions avec des véhicules. La mortalité des juvéniles par collision semblant élevée dans les zones où la présence du loup est stable, atténuer cet impact par la création de passages souterrains et de passages protégés pourrait constituer une approche limitée et

économiquement viable qui garantirait la productivité de la population, favoriserait la dispersion des juvéniles et, à terme, la conservation de nouvelles populations de loups dans les plaines d'Europe.

References

- Akaike, H. 1973 Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In: Petrov, B.N. and Csaki, F., Eds., International Symposium on Information Theory, 267-281.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P. and Thompson, W. 2000. Null Hypothesis Testing: Problems, Prevalence, and an Alternative. *Journal of Wildlife Management*. 64. 912-923. [10.2307/3803199](https://doi.org/10.2307/3803199).
- Anderson, D.R., Link WA, Johnson DH, Burnham KP. 2001. Suggestion for presenting the results of data analyses. *Journal of Wildlife Management* 65:373–378.
- Apollonio, M., Mattioli, L., Scandura, M. Mauri, L., Gazzola, A. and Avanzinelli, E. 2004. Wolves in the Casentinesi Forests: insights for wolf conservation in Italy from a protected area with a rich wild prey community. *Biological Conservation* 120: 249-260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.021>.
- Balestrieri, A., Zenato, M., Fontana, E., Vezza, P., Caronni, F.E. and Prigioni, C. 2016. An indirect method for assessing the abundance of introduced pest *Myocastor coypus* (Rodentia) in agricultural landscapes. *Journal of Zoology* 298:37-45.
- Barrientos, L.M. 2000. Tamaño y composición de diferentes grupos de lobos en Castilla y León. *Galemys*, 12:249-256.
- Bassi, E.; Willis, S.G.; Passilongo, D.; Mattioli, L.; Apollonio, M. 2015. Predicting the Spatial Distribution of Wolf *Canis lupus* Breeding Areas in a Mountainous Region of Central Italy. *PLoS ONE* 10. e0124698.
- Blanco, J.C. and Cortés, Y. 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J. Zool.* 273:114-124. [10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x)
- Boitani L., P. Kaczensky, F. Alvares, H. Andrén, V. Bally, J.C. Blanco, G. Chapron, S. Chiriac, D. Cirovic, N. Drouet-Houguet, C. Groff, D. Huber, Y. Iliopoulos, O. Ionescu, I. Kojola, M. Krofel, M. Kutal, J. Linnell, A. Majic, P. Mannil, F. Marucco, D. Melovski, D. Mengülluoglu, J. Morgeay, S. Nowak, J. Ozolins, A., Perovic, G. Rauer, I. Reinhardt, R. Rigge, V. Salvatori, B. Sanaja, L. Schley, M. Shkvyria, P. Sunde, K., Tirronen, A. Trajce, I. Trbojevic, A. Trouwborst, M. von Arx, M. Wolff, D. Zlatanova and L. Patkó. 2022. Assessment of the conservation status of the Wolf *Canis lupus* in Europe. Council of Europe Publishing: Strasbourg, France.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(2002\)004-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(2002)004-4).
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York, USA.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346 (6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>.
- Comincini, M. 1991. La bestia feroce. Quando i lupi mangiavano i bambini nell'Italia padana. Diakronia Ed. Milano. Pp 190.
- Dalerum, F., Liam O. K., Selby C., Pirk W. W. 2020. Relationships Between Livestock Damages and Large Carnivore Densities in Sweden. *Front. Ecol. Evol.* 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00507>.
- De Feudis, C. Torretta, E., Orioli, V., Tirozzi, O., Bani, L., Meriggi, A. and Dondina, O. 2025. Dispersal and settlement dynamics of wolves in a lowland ecological corridor in northern Italy: Effects of resource availability and human disturbance. *Biological Conservation*. 302. 110936. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110936>.
- Dondina O, Orioli V, Torretta E, Merli F, Bani L, Meriggi A 2020 Combining ensemble models and connectivity analyses to predict wolf expected dispersal routes through a lowland corridor. *PLoS ONE* 152: e0229261. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229261>.
- Duchamp, C., Boyer, J., Briaudet, P. E., Leonard, Y., Moris, P., Bataille, A., and Marboutin, E. 2012. A dual frame survey to assess time- and space-related changes of the colonizing wolf population in France. *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy*, 23: 14–28.
- DUSAF https://www.geoportale.regione.lombardia.it/news/-asset_publisher/80SRLLUddraK/content/dusaf-7.0-uso-e-copertura-del-suolo-2023. (Accessed December 10, 2024).
- Fardone, L., Forlani, M. Canova, L., De Luca, M. and Meriggi, A. 2025. Can the wolf *Canis lupus* thrive in highly anthropized lowlands? First habitat suitability analysis of the Po Plain, Italy. *Animals* 15, no. 4 (2025): 546.
- Fernández-Gil, F. Álvares, C. Vilá, A. Ordiz, N. 2013. Los Lobos de la Península Ibérica Propuestas para el diagnóstico de sus poblaciones. ASCEL, Palencia, Spain.
- Fox, J., Marquez M.M. and Bouchet-Valat, M. 2024. Rcmdr: R Commander. R package version 2.9-5, <https://github.com/Rcmdr-Project/rcmdr>.
- Haller, A. and Bender, O. 2018. Among rewilding mountains: grassland conservation and abandoned settlements in the Northern Apennines. *Landscape Research*. 43. 1068–1084. [10.1080/01426397.2018.1495183](https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1495183).
- Herzog, S. 2018. Return of grey wolf *Canis lupus* to Central Europe: challenges and recommendations for future management in cultural landscapes. *Annals of Forest Research*. 61. 203-209. [10.15287/afr.2018.1190](https://doi.org/10.15287/afr.2018.1190).
- Jędrzejewski, W; Niedziałkowska, M; Nowak, S; and Jędrzejewska, B. 2004. Habitat variables associated with wolf *Canis lupus* distribution and abundance in northern Poland. *Diversity and Distribution* 10: 225-233. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00073.x>.

- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Zawadzka, B., Borowik, T., Nowak, S., and Myslajek, R.W. 2008. Habitat suitability model for Polish wolves based on long-term national census. *Animal Conservation*, 11(5): 377-390.
- Kojola, I.; Aspi, J.; Hakala, A.; Heikkinen, S.; Ilmoni, C., and Ronkainen, S. 2006. Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Biological Conservation* 87: 281-286. <http://dx.doi.org/doi10.1016/j.biocon.2021.109075>.
- La Morgia, V., Marucco, F., Arago, P., Salvatori, V., Gervasi, V., De Angelis, D., Fabri, E., Caniglia, R., Velli, E., Avanzinelli, E., Botani, M.V., Genovesi, P., 2022. Stima della distribuzione e consistenza del lupo a scala nazionale 2020/2021. Relazione tecnica realizzata nell'ambito della convenzione ISPRA-Ministero della Transizione Ecologica "Attività di monitoraggio nazionale nell'ambito del Piano di Azione del lupo".
- Livani, M., Petracchini, L., Benetatos, C., Marzano, F., Billi, A., Carminati, A., Dogliani, C., Petrica, P., Maffucci, R., Codegone, G., Rocca, V., Verga, F. and Antoncecci, I. 2023. Subsurface geological and geophysical data from the Po Plain and the northern Adriatic Sea north Italy. *Earth System Science Data* 15:4261-4293. <https://doi.org/doi10.5194/essd-15-4261-2023>
- Mech, L.D. 2017. Where can wolves live and how can we live with them? *Biological Conservation*, 210:310-317
- Meggiorini D., Frignani E., Giachello S., Cevenini D., Avanzi G., Balasini L., Bonatti M., Castagna A., Cecere F., D'Ambrosio G., Fratta D., Lupi G., Maffezzoli L., Pavasi A., Rossetti L. and Salandini C. 2024. The return of the wolf *Canis lupus* in the central Po Plain, preliminary investigation on the ecology of the species in the province of Mantua. 10.13140/RG.2.2.25954.34248.
- Meriggi, A., Lovari, S. 1996. A review of wolf predation in Southern Europe - Does the wolf prefer wild prey to livestock?. *Journ. Appl. Ecol.* 33(6):1561-1571 [10.2307/2404794]
- Meriggi, A., Brangi, A., Schenone, L., Signorelli, D. and Milanese, P. 2011. Changes of wolf *Canis lupus* diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethology Ecology and Evolution – Ethol. Ecol. Evol.* 23: 195-210. 10.1080/03949370.2011.577814.
- Meriggi, A., Dagradi, D., Dondina, O., Perversi, M., Milanese, P., Lombardini, M. and Repposi, A. 2015. Short-term response of wolf feeding habits to changes of wild and domestic ungulate abundance in Northern Italy. *Ecology Ethology and Evolution*, 27: 389-411.
- Meriggi, A., Torretta, E. and Dondina, O. 2020. Recent Changes in Wolf Habitat Occupancy and Feeding Habits in Italy: Implications for Conservation and Reducing Conflict with Humans. In *Problematic Wildlife II*; Angelici, F.M. and Rossi, L., Eds.; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, pp. 111-138.
- Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Marboutin, E., Molinari, P., Koren, I., Fuxjager, C., Breitenmoser, U., 2012. Monitoring in the presence of species misidentification: the case of the Eurasian lynx in the Alps. *Anim. Conserv.* 15:266-273. <https://doi.org/doi10.1111/j.1469-1795.2011.00511.x>.
- Myslajek, R.W., Tracz, M., Tomczak, P., Szweczyk, M., Niedzwiecka, N. and Nowak, S. 2018. Spatial organization in wolves *Canis lupus* recolonizing north-west Poland. Large territories at low population density. *Mammalian Biology* 92: 37-44
- Musto, C., Cerri, J., Capizzi, D., Fontana MC, Rubini S, Merialdi G, Berzi G, Ciuti F, Santi A, Rossi A, Barsi F, Gelmini L, Fiorentini L, Pupillo G, Torreggiani C, Bianchi A, Gazzola A, Prati P, Sala G, Apollonio M, Delogu M, Biancardi A, Uboldi L, Moretti A, and Garbarino, C. 2024. First evidence of widespread positivity to anticoagulant rodenticides in grey wolves *Canis lupus*. *Science of the Total Environment* 915: 1-11.
- Nakamura, M; Rio-Maior, H; Godinho, R; Petrucci-Fonseca, F; Alvares, F. 2021. Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: Insights from long-term monitoring. *Biological Conservation* 256. <http://dx.doi.org/doi10.1644/05-MAMM-A-061R2.1>.
- Okarma, H., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Śniezko, S., Bunevich, A. and Jędrzejewska, B. 1998. Home Ranges of Wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland, Compared with Other Eurasian Populations, *Journal of Mammalogy* 79:842-852. <https://doi.org/doi10.2307/1383092>.
- Quinn, G.P. and Keough, K.J. 2002 *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, London. <https://doi.org/doi10.1017/CBO9780511806384>.
- Rodríguez-Freire, M. and Crecente-Maseda, R. 2008. Directional Connectivity of Wolf *Canis lupus* Populations in Northwest Spain and Anthropogenic Effects on Dispersal Patterns. *Environ Model Assess* 13:35-51. <https://doi.org/doi10.1007/s10666-006-9078-y>.
- Roy, P.D. 2002. The Regions of Italy: A Reference Guide to History and Culture. Pp: 465. Bloomsbury Academic, ISBN 0313307334, 9780313307331
- Sidorovich, V.E., Stolyarov, V.P., Vorobel, N.N., Ivanova, N.V., and Jędrzejewska, B. 2007. Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/doi10.1139/Z07-001>.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240:1285-1293. doi: 10.1126/science.3287615. PMID: 3287615.
- Torretta, E., Brangi, A., and Meriggi, A. 2024. Changes in Wolf Occupancy and Feeding Habits in the Northern Apennines: Results of Long-Term Predator-Prey Monitoring. *Animals*, 14: 735
- Yee, T.W. and Mitchell, N.D. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* <https://doi.org/doi10.2307/3236170>.
- Zanni, M.; Brogi, R.; Merli, E.; Apollonio, M. 2023. The wolf and the city: insights on wolves' conservation in the anthropocene. *Anim. Cons.* 26: 766-780.
- Zimmermann, B.; Nelson, L.; Wabakken, P.; Sand, H.; Liberg, O. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behav. Ecol.* 2014:1353-1364.
- Zlatanova, D., Atidzhe, A. Albena, V. and Genov, P. 2014. Adaptive Diet Strategy of the Wolf *Canis lupus* L. in Europe: a Review. *Acta Zoologica Bulgarica*. 66. 439-452.
- Zuur, A., Ieno, E., and Smith, G. 2007. *Analysing Ecological Data*. 10.1007/978-0-387-45972-1.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A. and Smith, G. 2009. *Mixed Effect Models and Extensions in Ecology With R*. 10.1007/978-0-387-87458-6.
- Zuur, A., Ieno, E., and Elphick, C. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1: 3-14. *Methods in Ecology and Evolution*. 1. 3 - 14. 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.

Associate Editor: N. Fattorini

Supplemental information

Additional Supplemental Information may be found in the online version of this article:

Supplementary Data (SD) Appendix A.
Supplementary Data (SD) Appendix B.