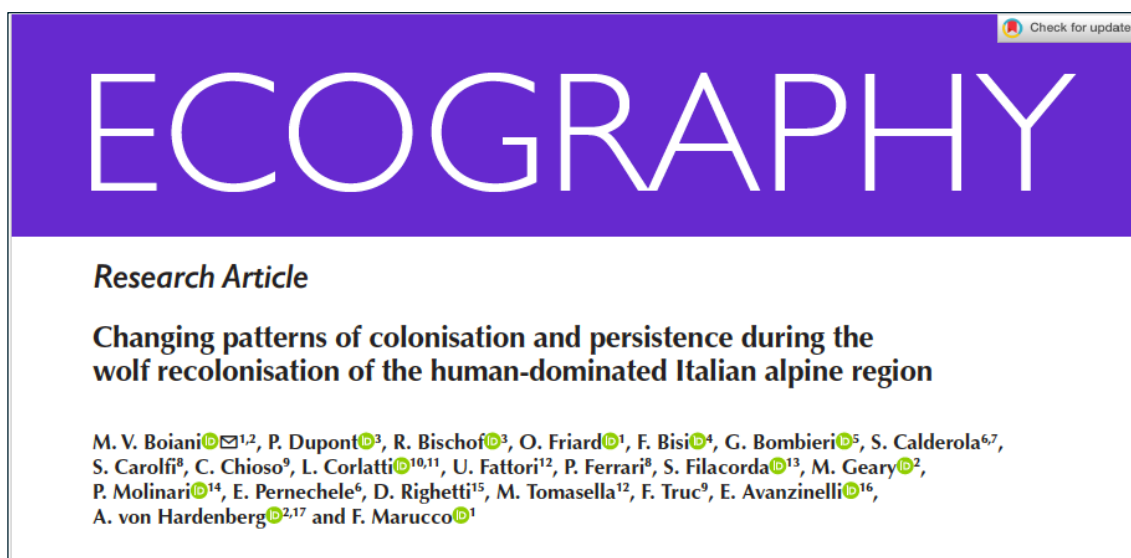


Évolution des schémas de colonisation et de persistance au cours de la recolonisation par le loup de la région Alpine Italienne dominée par l'homme



Ecography, 2026 : e08044, doi: 10.1002/ecog.08044

Résumé

Les modèles dynamiques d'occupation sont essentiels pour comprendre les processus complexes de recolonisation des espèces, car ils permettent d'évaluer à la fois les probabilités de colonisation et de **persistance** au fil du temps. À l'aide d'un **modèle dynamique d'occupation** et d'un ensemble de données pluriannuel à grande échelle sur la présence du loup, collectées dans la région Alpine Italienne entre 2014 et 2020, nous avons analysé les tendances temporelles des **probabilités de colonisation** et de **persistance** du loup en fonction de facteurs environnementaux, de la disponibilité des proies et de caractéristiques liées à l'activité humaine. Nos résultats montrent que la recolonisation par le loup est un processus continu et dynamique dans les Alpes Italiennes, les probabilités de colonisation ayant augmenté tout au long de la période étudiée, en particulier dans le nord-est de la zone d'étude. Bien que nous ayons détecté une légère tendance temporelle positive concernant l'effet de la densité humaine, les loups continuent de coloniser de manière préférentielle les espaces naturels, malgré une disponibilité en baisse, comme en témoignent les effets positifs persistants du couvert forestier, de la végétation basse et de la présence d'ongulés sauvages. Les probabilités de **persistance** sont restées relativement élevées et stables en moyenne, mais nous avons constaté un **effet de plus en plus négatif** lié à la présence de pâturages pour le bétail et de zones densément peuplées. **En revanche**, nous avons observé un effet de plus en plus positif des covariables associées aux zones naturelles, telles que le couvert forestier, la végétation basse et la richesse en ongulés sauvages. Il en a résulté une répartition spatiale de plus en plus contrastée des probabilités de persistance dans toute la région, reflétant probablement des zones de conflit où les loups tentent de s'établir mais peinent à survivre. Dans l'ensemble, notre étude s'inscrit dans la lignée des tendances observées chez d'autres populations de loups à travers l'Europe, montrant une expansion vers de nouvelles zones présentant des caractéristiques différentes, et mettant en évidence des zones potentielles de conflits émergents qui justifient une surveillance ciblée continue. Ces tendances offrent des

informations précieuses pour la conservation et la gestion des loups dans les paysages dominés par l'homme.

Mots-clés : *Canis lupus*, modèle d'occupation dynamique, saturation de l'habitat, paysage dominé par l'homme, dynamique spatio-temporelle, tendances de recolonisation

INTRODUCTION

Comprendre la répartition des espèces et les processus qui la sous-tendent constitue un objectif majeur de la biologie de la conservation et de l'écologie (Franklin 2013, Guisan et al. 2017). Il est tout aussi important de comprendre comment ces répartitions et ces processus évoluent au fil du temps (Planillo et al. 2024). En suivant la répartition des espèces au fil du temps et la manière dont elles réagissent aux interventions de gestion, les défenseurs de la nature peuvent évaluer si les mesures de conservation, telles que la protection des habitats ou les programmes de réintroduction, atteignent les objectifs visés (Guisan et al. 2013, Chandler et al. 2015, Johnston et al. 2020) et ainsi orienter les pratiques de **gestion adaptative** et les stratégies de conservation pour un impact maximal (Martin et al. 2011).

En Europe, plusieurs espèces de grands carnivores ont recolonisé une partie ou la majeure partie de leur aire de répartition historique, souvent à partir de zones refuges situées dans des régions reculées et montagneuses (Swenson et al. 1995, Linnell et al. 2010, Chapron et al. 2014, Nowak et Mystajek 2016, Di Bernardi et al. 2025, Moganaki et al. 2025). Ce faisant, elles ont démontré leur capacité à recoloniser des régions à densité humaine modérée et à persister dans des paysages influencés par les activités humaines (Chapron et al. 2014). La recolonisation du loup (*Canis lupus*) en Italie illustre cette capacité d'adaptation à divers environnements. Malgré des densités de population relativement élevées, l'Italie a connu l'une des plus importantes recolonisations de loups en Europe au cours des dernières décennies (Cimatti et al. 2021). Dans ce pays, la recolonisation par le loup a débuté à la fin des années 1970 à partir du centre-sud de la péninsule, progressant vers le nord depuis les Apennins en direction des Alpes (Fabbri et al. 2007). **En 2020, la taille de la population de loups dans la région Alpine Italienne était estimée entre 816 et 1 120 individus** (intervalle de crédibilité à 95% ; Marucco et al. 2023a, Boiani et al. 2024), et la population s'étendait à l'ensemble des Alpes et à l'Europe centrale (Valière et al. 2003, Fabbri et al. 2007, Kaczensky et al. 2024).

Les loups ont traditionnellement été associés aux habitats forestiers (Massolo et Meriggi 1998, Marucco 2009, Milanesi et al. 2017, Louvrier et al. 2018, Grilo et al. 2019, Rehman et al. 2021), aux montagnes escarpées (Milanesi et al. 2017, Grilo et al. 2019, Rehman et al. 2021) et aux zones à faible densité de population (Massolo et Meriggi 1998, Marucco 2009, Milanesi et al. 2017). **Cependant**, les loups sont très adaptables (Mech 1995) et exploitent une large gamme de proies, avec une préférence marquée pour les ongulés (Guimarães et al. 2022), ce qui signifie qu'ils peuvent persister dans un large éventail d'environnements, à condition que les ressources alimentaires soient suffisantes (Llaneza et al. 2012). **Récemment, plusieurs études menées dans différentes régions d'Europe ont souligné la difficulté à identifier les facteurs déterminants de l'expansion future des populations** (Fechter et Storch 2014, Louvrier et al. 2018, Nakamura et al. 2023, Planillo et al. 2024), les loups étant désormais observés dans des habitats **auparavant considérés comme inadaptés** (Zanni et al. 2023, Planillo et al. 2024).

Cela pourrait refléter une tendance dans la dynamique de recolonisation du loup. Au début de la recolonisation, les loups occupaient des zones reculées et inhabitées (O'Neil et al. 2020, Kuijper et al. 2024, Planillo et al. 2024), mais à mesure que les populations continuaient de croître (Boitani et al. 2022), les individus en dispersion semblaient occuper progressivement des habitats davantage anthropisés. Dans l'ouest de la Pologne, par exemple, les loups ont commencé à occuper des habitats caractérisés par un couvert forestier **réduit** et une présence accrue de structures anthropiques (Nowak et al. 2017). À de nombreux endroits en Europe, des meutes de loups récemment formées occupent des régions proches des zones d'habitation humaines (Chapron et al. 2014). L'expansion du loup en Italie ne semble pas faire exception, puisque les loups occupent désormais la majeure partie du territoire national (La Morgia 2022) et, en particulier dans le centre et le sud de l'Italie, se sont aventurés au-delà des zones considérées comme intactes (Meriggi et al. 2020, Musto et al. 2021). Dans la région Alpine Italienne, où la population de loups est encore considérée comme en expansion (Marucco et al. 2023b), ces dynamiques à grande échelle restent inexplorées, bien que des observations récentes semblent corroborer la tendance Européenne.

Dans cette étude, nous avons analysé les données relatives à la population de loups des Alpes Italiennes, collectées entre 2014 et 2020, à l'aide d'un modèle d'occupation dynamique (Mackenzie et al. 2006). Les modèles d'occupation dynamiques sont particulièrement utiles pour étudier la recolonisation des populations au fil du temps et ont été appliqués à un large éventail de données, allant des oiseaux (Broms et al. 2016) aux amphibiens (Chandler et al. 2015). La nature dynamique du modèle permet, outre les probabilités de détection et d'occupation, de quantifier les paramètres clés du processus de recolonisation, tels que les probabilités de persistance locale et de colonisation, ainsi que leurs facteurs déterminants (Broms et al. 2016).

Avec cette approche, notre objectif était de vérifier **1)** si l'expansion de la population de loups s'est poursuivie entre 2014 et 2020, c'est-à-dire si le nombre de sites occupés a augmenté ; **2)** si des tendances similaires ont été observées pour les probabilités de colonisation et de **persistance** ; et **3)** si l'effet des covariables du paysage influençant les probabilités de persistance et de colonisation locales a évolué au fil du temps. **Plus précisément, nous nous sommes concentrés sur l'effet de trois ensembles de variables, reflétant les conditions environnementales, la disponibilité des proies et les perturbations humaines.**

MATERIEL et METHODES

Données sur les loups et zone d'étude

Nous avons utilisé les données issues d'un programme de suivi à grande échelle des loups mené dans la région Alpine Italienne entre 2014 et 2021 (Fig. 1). Le suivi a eu lieu pendant l'hiver, **d'octobre à avril** de l'année suivante. Compte tenu des coûts élevés que cela impliquait, le suivi n'a été mené que pendant quatre années au cours de cette période, à savoir pendant les hivers 2014/2015, 2015/2016, 2017/2018 et 2020/2021. Par souci de simplicité, nous désignons ces saisons de suivi respectivement par les années 2014, 2015, 2017 et 2020. La collecte des données a été principalement menée de manière systématique, c'est-à-dire que les indices de présence du loup ont été recueillis le long de transects préétablis (informations complémentaires). Du personnel formé, comprenant des gardes forestiers, des représentants des autorités locales et des bénévoles, a parcouru ces transects chaque mois et

a enregistré les traces de loup, les excréments, les photos prises par des pièges photographiques, les marques d'urine et d'autres indices de présence du loup, en suivant des protocoles standardisés afin de garantir la fiabilité des données (Marucco et al. 2020). La longueur des transects étudiés a été enregistrée comme mesure de l'effort d'échantillonnage (2014 = 9 492 km, 2015 = 9 327 km, 2017 = 13 528 km, 2020 = 39 609 km). Les tracés SIG ont été enregistrés à chaque visite d'un transect. Les transects étaient principalement situés dans des zones où la présence du loup était connue, car ils avaient été initialement mis en place afin de suivre l'évolution locale de la population de loups.

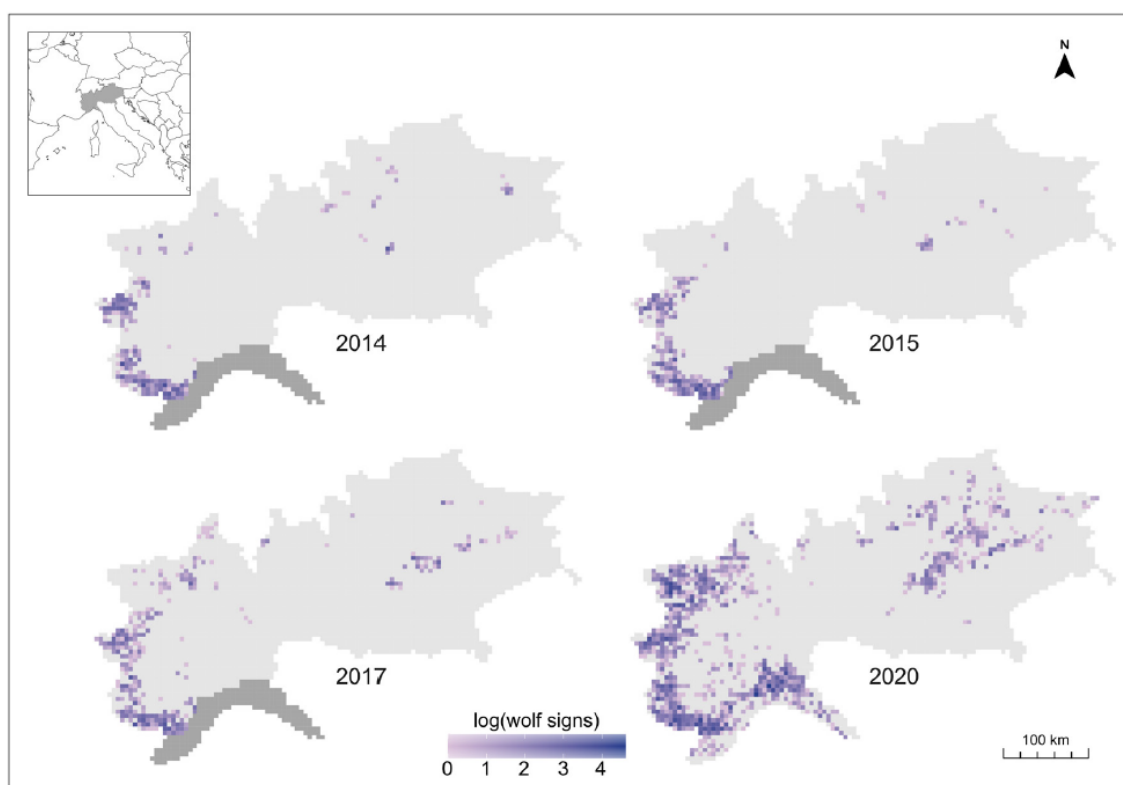


Figure 1. Nombre de signes de présence de loups par maille de 5 × 5 km recensés dans la zone d'étude de la région alpine italienne (zone grise dans le coin supérieur gauche) pour chaque saison de suivi entre 2014 et 2020. Les cellules gris foncé correspondant aux années 2014, 2015 et 2017 représentent des zones qui n'ont pas fait l'objet d'un échantillonnage ou pour lesquelles aucune donnée n'était disponible pour cette analyse ; elles ont donc été considérées comme n'ayant fait l'objet d'aucun échantillonnage, ni systématique ni opportuniste

De plus, des données sur la présence du loup ont également été collectées de manière opportuniste dans toute la région au cours de la même saison, que ce soit par du personnel formé lors d'occasions autres que des recherches systématiques, ou par des membres du public, qui ont recueilli des indices de présence pouvant être vérifiés par du personnel formé. Cela signifie que des données sur la présence du loup étaient disponibles pour l'ensemble de la région alpine italienne, bien qu'avec une intensité d'échantillonnage variable. Chaque indice de présence était associé à des informations concernant son emplacement, sa date et une image afin de permettre sa validation par un expert. Afin d'accroître la fiabilité du modèle, nous avons utilisé les critères SCALP (Status and Conservation of the Alpine Lynx Population ; Molinari-Jobin et al. 2012) et n'avons retenu que les observations de loups classées en C1 (preuve manifeste) et C2 (observation confirmée) (Marucco et al. 2023b). **Au final**, l'ensemble de données comprenait 9 725 excréments de loup, 2 172 traces dans la neige et 3 543 photos issues de pièges photographiques.

Tableau 1. Covariables utilisées dans l'analyse dynamique de l'occupation du loup dans les Alpes italiennes et leurs effets attendus. Où ψ est la probabilité d'occupation, ρ la probabilité de colonisation, ϕ la probabilité de persistance et p la probabilité de détection

Covariate	Abbreviation	Hypothesis				Description	Reference
		ψ	ρ	ϕ	p		
Wolf previous presence	wolfpres	+				Wolf known presence in 2012 from IUCN layer	Kaczensky et al. 2021
Forest cover	forest	+	+	+		Percentage of mixed, coniferous or broad-leaved forest cover	Oakleaf et al. 2006, Falcucci et al. 2013, Nowak et al. 2017, Louvrier et al. 2018, Nakamura et al. 2023, Marucco et al. 2023b, Gervasi et al. 2024
Cover of short vegetation	shortveg	+	+	+		Percentage of natural grassland, transitional woodland-shrub, moors and heathlands	Falcucci et al. 2013, Nakamura et al. 2023, Marucco et al. 2023b
Wild ungulate richness	ung	+	+	+		Number of ungulate species available per grid cells (see Linnel et al., 2020 for more details about data used to produce it)	Glenz et al. 2001, Falcucci et al. 2013, Grilo et al. 2019, Gervasi et al. 2024
Livestock pastures	livestock	=	+	-		Numbers of livestock pastures	Nakamura et al. 2023
Human population density	pop	-	-	-		Logarithm of human inhabitants per 1 km grid cell	Glenz et al. 2001, Falcucci et al. 2013, Nowak et al. 2017, Cimatti et al. 2021, Nakamura et al. 2023, Marucco et al. 2023b, Gervasi et al. 2024
Light pollution	lightpoll	-	-	-		Mean nighttime from satellite imagery map (VIIRS)	
Snowfall	snowfall				+	Amount of snow fallen on the ground per month per year (ERA-5 reanalysis)	Marucco et al. 2023b, Gervasi et al. 2024
Search effort	searcheffort				+	Number of kilometres walked per 5 km grid cell per month per year	Louvrier et al. 2018, Nakamura et al. 2023

Afin de permettre l'analyse de ces données à l'aide d'un modèle d'occupation dynamique, nous avons dû les organiser en sites, ainsi qu'en occasions primaires et secondaires (Royle et Kéry 2007, Bailey et al. 2014). Les sites représentent l'unité spatiale fondamentale du modèle et correspondent aux différents emplacements où les loups peuvent être détectés ou non. Dans notre modèle, les sites ont été définis comme les 3 917 mailles de 5×5 km recouvrant la région Alpine Italienne (Fig. 1). À l'instar de Nakamura et al. (2023), nous avons utilisé une grille de 5×5 km pour définir les sites, car cela a été jugé approprié pour détecter les changements dans l'utilisation de l'espace par les loups à l'échelle locale. Les **occasions primaires** correspondent à l'unité temporelle principale du modèle, au cours de laquelle l'état d'occupation peut changer ; tandis que les **occasions secondaires**, imbriquées dans les occasions primaires, correspondent à différentes occasions de détection au cours desquelles l'occupation est supposée constante. Dans notre cas, les **occasions primaires** correspondaient aux saisons de surveillance (une par an), et les **occasions secondaires** aux mois au sein de chaque saison de surveillance (sept, d'octobre à avril). L'ensemble de données inclus dans l'analyse se composait donc d'historiques de détection binaires, 0 indiquant l'absence de détection de loups et 1 indiquant au moins une observation, pour chaque combinaison de site, de mois et d'année. Bien que l'ensemble de données couvre sept années civiles (2014-2020), les indices de présence de loups n'ont été recueillis que pendant quatre de ces sept occasions primaires (section sur le modèle d'occupation dynamique).

Modèle d'occupation dynamique

Les modèles d'occupation dynamiques, ou multisaisonniers, sont des modèles hiérarchiques qui estiment la probabilité qu'une zone donnée (un « site ») soit occupée par une espèce, ainsi que les probabilités que des sites inoccupés deviennent occupés (**colonisation locale**) et que des sites occupés restent occupés (**persistance locale**) au fil du temps. Il est important de

noter que ces modèles tiennent compte de la détection imparfaite en modélisant non seulement le processus écologique (dynamique d'occupation), mais aussi le processus d'observation (détection/non-détection), car ces deux processus conduisent conjointement aux données observées (MacKenzie et al. 2003, Royle et Kéry 2007, Kéry et al. 2013, Broms et al. 2016, MacKenzie et al. 2017). Les principaux paramètres du processus écologique – occupation initiale, probabilités de colonisation locale et de persistance locale – peuvent tous être exprimés sous forme de fonctions de multiples covariables. Cela permet de tester et de quantifier leur influence sur les différents processus et, en fin de compte, contribue à expliquer la variabilité de la présence du loup à travers le paysage.

Covariables spatiales...

Processus écologique...

Processus d'observation...

Paramètres dérivés...

Ajustement du modèle...

RESULTATS

Modèles de présence

En 2014, la probabilité moyenne de présence du loup dans la région Alpine Italienne était de 0,07 [0,00 ; 0,60] (moyenne [intervalle de crédibilité bayésien à 95%]). Les probabilités de présence les plus élevées se concentraient sur l'arc Alpin occidental (Fig. 2). **Dans l'ensemble**, nos résultats indiquent une expansion majeure de la population vers le nord et l'est de la région entre 2014 et 2020.

Le **taux annuel moyen d'expansion** de la population au cours de la période étudiée était de **1,21** [1,15 ; 1,27]. Cela correspondait à une augmentation de 287 [270 ; 305] sites occupés en 2014 à 901 [886 ; 917] en 2020. La croissance démographique a également varié au fil du temps, et nous avons observé une accélération, le taux de croissance passant de 1,05 [1,00 ; 1,10] entre 2014 et 2015 à 1,28 [1,22 ; 1,43] **entre 2018 et 2019. Le taux d'expansion a semblé se stabiliser au cours des dernières années de l'étude, avec un taux de 1,27 [1,22 ; 1,33] entre 2019 et 2020** (informations complémentaires).

Effets des covariables

Présence du loup au cours de la première année de suivi (2014)

Nos résultats soulignent que la probabilité d'occupation initiale par le loup ψ était fortement et positivement associée à la présence connue de loups au cours des années précédentes ($\beta_{\text{wolphres}} = 1,06$ [0,96 ; 1,17], PIP = 1,00, Fig. 3A), au couvert forestier ($\beta_{\text{forest}} = 0,76$ [0,56 ; 0,97], PIP = 1,00) et de la couverture de végétation basse ($\beta_{\text{shortveg}} = 0,56$ [0,37 ; 0,751], PIP = 1,00). La probabilité d'occupation initiale était également positivement associée à la présence de bétail ($\beta_{\text{liverstock}} = 0,20$ [0,02 ; 0,39], PIP = 0,90) et, dans une moindre mesure, à la présence d'ongulés sauvages ($\beta_{\text{ung}} = 0,16$ [-0,11 ; 0,45], PIP = 0,72), tandis que les covariables liées à l'activité humaine n'étaient pas significativement associées à l'occupation par le loup en 2014. Tant la densité de population humaine ($\beta_{\text{pop}} = -0,07$ [-0,28 ; 0,14], PIP = 0,57) que la pollution lumineuse ($\beta_{\text{lightpoll}} = -0,10$ [-0,44 ; 0,21], PIP = 0,65) ont eu de légers effets négatifs sur la probabilité d'occupation par les loups, mais ces deux effets se situaient autour de zéro. Les statistiques récapitulatives de tous les paramètres initiaux

d'occupation sont fournies dans les informations complémentaires, notamment le PIP, le $\check{R}$ et les tailles d'échantillon effectives.

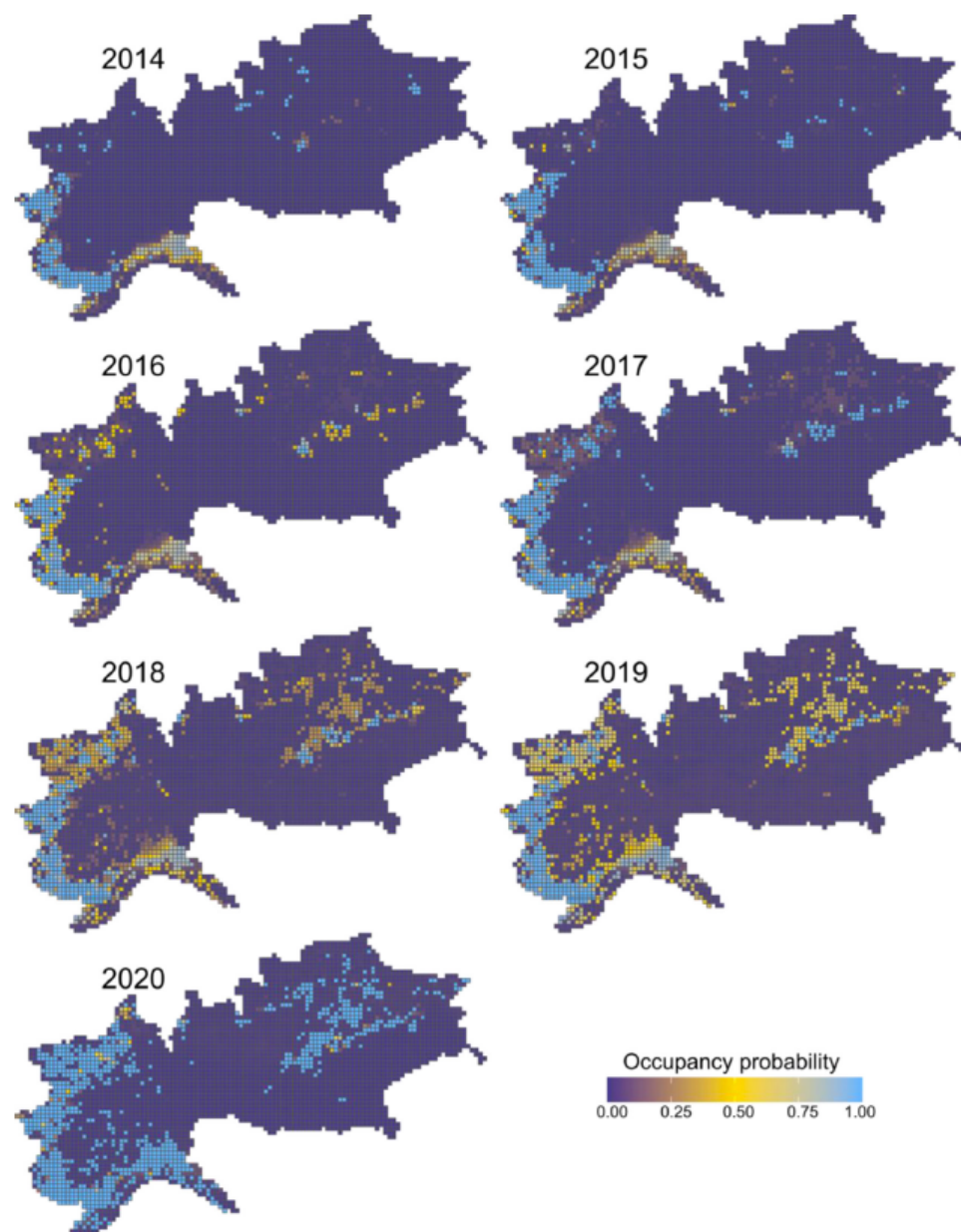


Figure 2. Probabilités annuelles de présence du loup dans la région alpine italienne entre 2014 et 2020, calculées à partir d'un modèle dynamique de présence basé sur quatre campagnes de recensement

Probabilité de colonisation

Dans l'ensemble, la probabilité moyenne de colonisation a augmenté avec le temps dans la région Alpine Italienne, passant de $\bar{p}_{2014} = 0,01$ [0,01 ; 0,02] à $\bar{p}_{2020} = 0,08$ [0,07 ; 0,09] (Informations complémentaires). Cette augmentation a également été mise en évidence par un effet positif clair du temps sur la probabilité de colonisation ($\beta_t = 0,38$ [10,31 ; 0,46], PIP = 1,00, Fig. 4A), mais elle était surtout visible dans la partie orientale de la région (Fig. 4D).

Processus écologique

Les estimations des paramètres associées aux effets des covariables spatiales ont indiqué que les loups avaient autrefois de plus grandes probabilités de coloniser des sites présentant – par

ordre décroissant d'importance – un plus grand nombre de pâturages pour le bétail ($\beta_{\text{pas}} = 0,38 [0,08 ; 0,631]$, PIP = 0,97), un plus grand nombre d'espèces d'ongulés présentes ($\beta_{\text{ung}} = 0,37 [0,12 ; 0,71]$, PIP = 0,99), de pourcentages plus élevés de couverture végétale basse ($\beta_{\text{shortveg}} = 0,31 [0,16 ; 0,571]$, PIP = 1,00) et de couverture forestière ($\beta_{\text{forest}} = 0,18 [-0,01 ; 0,36]$, PIP = 0,91). **En revanche**, la probabilité de colonisation ne semblait pas être influencée par la densité de population humaine ($\beta_{\text{pop}} = 0,07 [-0,16 ; 0,22]$, PIP = 0,62), tandis que la pollution lumineuse avait tendance à avoir un effet négatif ($\beta_{\text{lightpoll}} = -0,19 [-0,48 ; 0,171]$, PIP = 0,78).

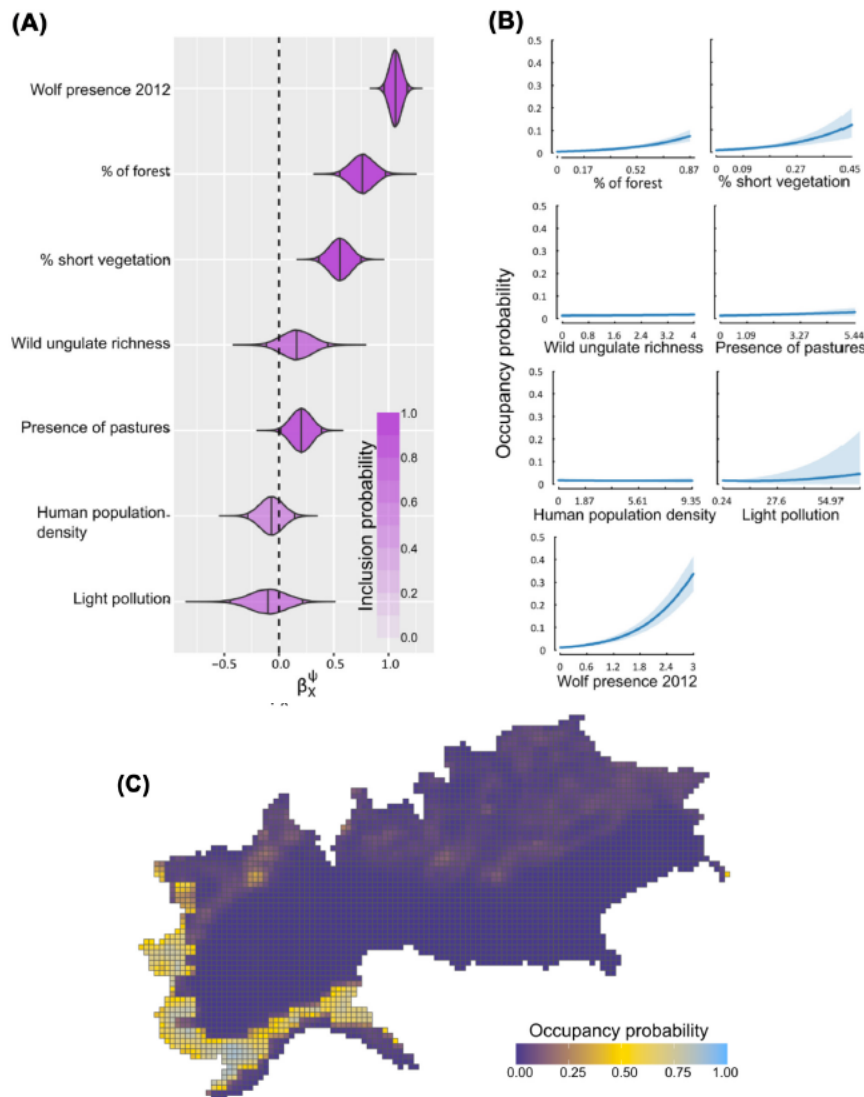


Figure 3. Probabilité d'occupation par les loups et effets des covariables dans la région alpine italienne en 2014, estimés à l'aide d'un modèle d'occupation dynamique basé sur quatre années de relevés. **(A)** Distributions a posteriori, conditionnelles à l'inclusion dans le modèle, des effets des covariables spatiales sur l'occupation initiale par le loup (β_x^ψ). Les probabilités d'inclusion, obtenues à partir d'une implémentation MCMC par saut réversible du modèle et indicatives de l'importance du paramètre considéré, sont représentées par le niveau de transparence. **(B)** Graphiques des effets marginaux des mêmes covariables. Les lignes colorées indiquent les effets moyens estimés, et les polygones colorés indiquent les intervalles de crédibilité bayésiens à 95%. **(C)** Carte de la probabilité d'occupation par le loup dans la région Alpine Italienne en 2014. Les couleurs bleu clair, jaune et violet foncé mettent respectivement en évidence les probabilités d'occupation par le loup élevées, moyennes et faibles

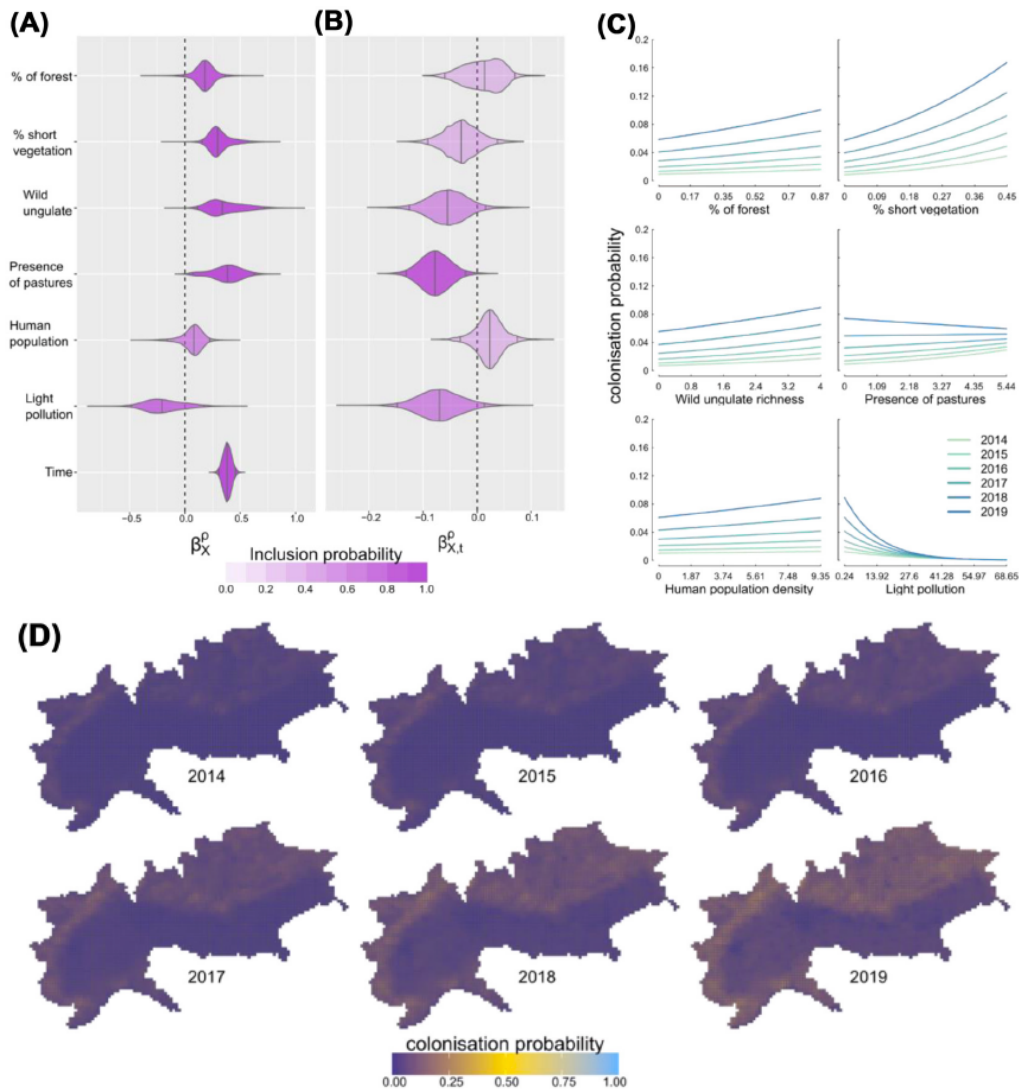


Figure 4. Probabilité de colonisation par le loup dans la région alpine italienne entre 2014 et 2019, estimée à l'aide d'un modèle d'occupation dynamique basé sur quatre années d'enquêtes. (A) Distributions a posteriori, conditionnelles à l'inclusion dans le modèle, des effets des covariables spatio-temporelles sur la probabilité de colonisation (β_x^p), et (B) interactions à deux voies entre la covariable spatiale et le temps ($\beta_{x,t}^p$). Dans les figures (A) et (B), les probabilités d'inclusion, obtenues à partir d'une implémentation MCMC par saut réversible du modèle et indicatives de l'importance du paramètre considéré, sont représentées par le niveau de transparence. (C) Graphiques des effets marginaux annuels des covariables spatiales entre 2014 (vert) et 2019 (bleu). (D) Cartes des probabilités annuelles estimées de colonisation par le loup dans l'ensemble de la région Alpine Italienne. Les couleurs bleu clair, jaune et violet foncé mettent respectivement en évidence les probabilités élevées, moyennes et faibles de colonisation par le loup

La plupart des estimations des termes d'interaction étaient négatives mais relativement faibles (Fig. 4B). Au fil du temps, cela a entraîné une légère diminution de l'ampleur de l'effet de la plupart des covariables spatiales (Fig. 4C), les amenant parfois à s'estomper, comme dans le cas de l'indice des ongulés sauvages, dont les coefficients annuels sont passés de $\beta_{ung,2014} = 0,34 [-0,09 ; 0,66]$ à $\beta_{ung,2020} = 0,19 [-1,66 ; 2,18]$, voire à s'inverser, comme dans le cas des pâturages pour le bétail ($\beta_{pas,2014} = 0,30 [-0,09 ; 0,51]$ to $\beta_{pas,2020} = -0,06 [-0,77 ; 0,77]$. D'autre part, les termes d'interrelation pour la couverture forestière ($\beta_{foret,t} = 0,01 [-0,06 ; 0,07]$, PIP = 0,31), couverture végétale courte ($\beta_{shortvegs,t} = -0,03 [-0,09 ; 0,04]$, PIP = 0,34) et la densité de population n'étaient pas significatifs ($\beta_{pop,t} = 0,02 [-0,03 ; 0,07]$, PIP = 0,32), ce qui n'a entraîné aucun changement notable dans les effets annuels (informations

complémentaires). Seul l'effet négatif de la **pollution lumineuse** a eu tendance à s'accroître avec le temps ($\beta_{\text{lightpoll},t} = -0,07 [-0,15 ; 0,01]$, PIP = 0,62). Les statistiques récapitulatives pour tous les paramètres de probabilité de colonisation sont fournies dans les informations complémentaires, y compris le PIP, le $\tilde{R}$ et les tailles d'échantillon effectives, et tous les coefficients de régression annuels y sont également indiqués.

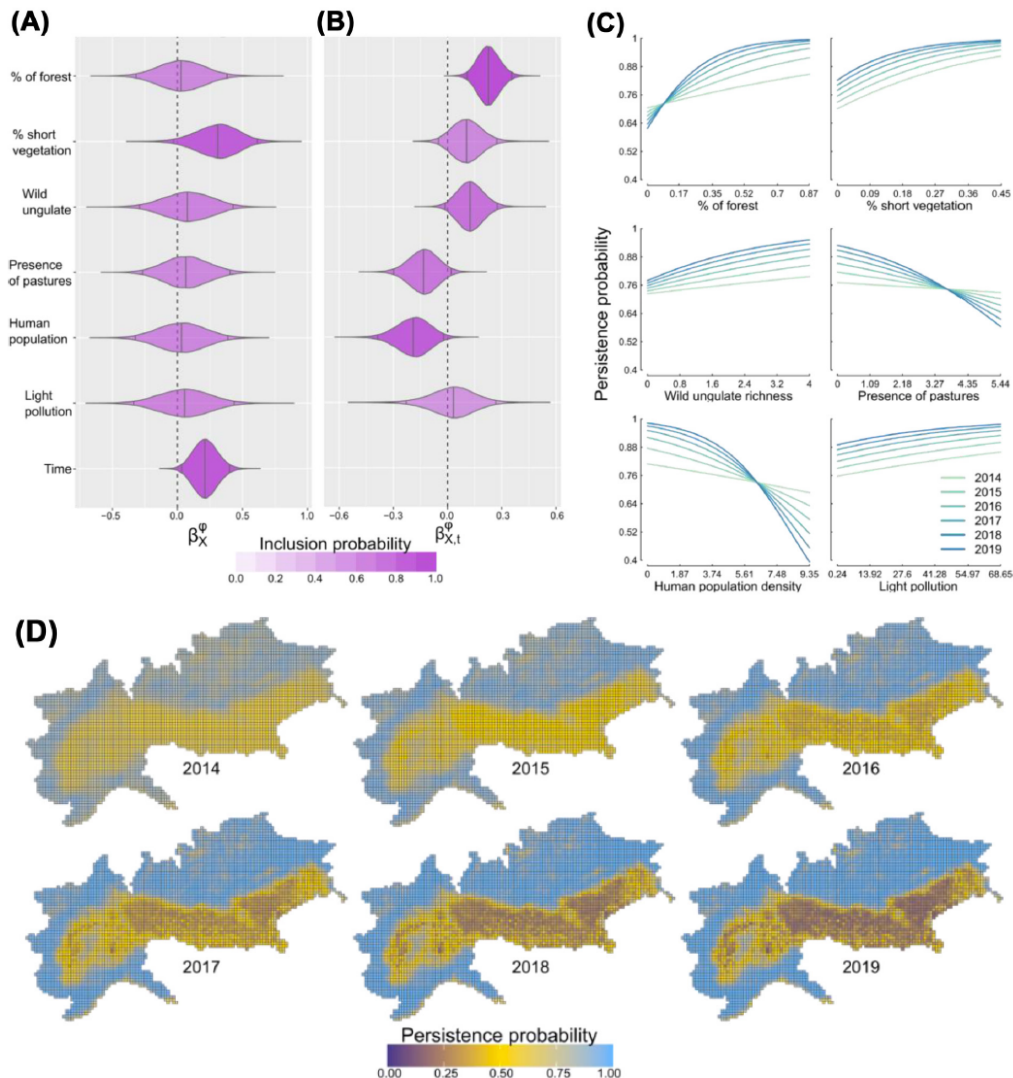


Figure 5. Probabilité de persistance du loup dans la région alpine italienne entre 2014 et 2020, estimée à l'aide d'un modèle d'occupation dynamique basé sur quatre années d'enquêtes. (A) Distributions a posteriori, conditionnelles à l'inclusion dans le modèle, des effets des covariables spatio-temporelles sur la probabilité de persistance (β_x^ϕ) et (B) interactions bidirectionnelles entre la covariable spatiale et le temps ($\beta_{x,t}^\phi$). Dans (A) et (B), les probabilités d'inclusion, obtenues à partir d'une implémentation MCMC par saut réversible du modèle et indicatives de l'importance du paramètre considéré, sont représentées par le niveau de transparence. (C) Graphiques des effets marginaux annuels des covariables spatiales entre 2014 (vert) et 2019 (bleu). (D) Cartes des probabilités annuelles estimées de colonisation par les loups dans l'ensemble de la région alpine italienne. Les couleurs bleu clair, jaune et violet foncé mettent respectivement en évidence les probabilités élevées, moyennes et faibles de colonisation par les loups

Probabilité de persistance

Malgré un effet positif du temps sur l'ordonnée à l'origine de la régression de la probabilité de persistance (Fig. 5A), la probabilité moyenne de persistance dans la zone d'étude n'a pas montré de tendance temporelle significative, passant de $\bar{\varphi}_{2014} = 0,74 [0,57 ; 0,90]$ à $\bar{\varphi}_{2020} = 0,72 [0,21 ; 0,99]$ (Informations complémentaires). **Cependant, les cartes de probabilité de**

persistance mettent en évidence que la variation spatiale de ces probabilités s'est accrue au cours de la période d'étude.

Les probabilités de persistance ont **diminué**, en particulier dans les régions de faible altitude (Fig. SD). Les effets des covariables sur la persistance des loups étaient moins marqués que pour la colonisation (Fig. 5 ; informations complémentaires), mais contrairement à ces derniers, l'intensité des effets avait tendance à augmenter avec le temps (Fig. 5C-D). La covariable spatiale présentant l'effet initial le plus élevé sur la probabilité de persistance était la **couverture végétale courte** ($\beta_{\text{shortveg}} = 0,31 [-0,03 ; 0,61]$, PIP = 0,9), **suivie de la richesse en ongulés sauvages** ($\beta_{\text{ung}} = 0,08 [-0,29 ; 0,43]$, PIP = 0,67), les pâturages pour le bétail ($\beta_{\text{livestock}} = 0,0 [-0,26 ; 0,41]$, PIP = 0,64), la pollution lumineuse ($\beta_{\text{lightpollution}} = 0,06 [-0,33 ; 0,44]$, PIP = 0,66), le couvert forestier ($\beta_{\text{forest}} = 0,03 [-0,31 ; 0,38]$, PIP = 0,63) et la densité de population humaine ($\beta_{\text{pop}} = 0,03 [-0,32 ; 0,39]$, PIP = 0,64). Il convient de noter que tous les intervalles de crédibilité à 95% se chevauchaient autour de 0.

En ce qui concerne les **interactions temporelles**, nous avons observé deux groupes de covariables. Le premier comprenait la couverture forestière ($\beta_{\text{forest,t}} = 0,23 [0,11 ; 0,36]$, PIP = 1,00), la richesse en ongulés ($\beta_{\text{ung,t}} = 0,13 [-0,01 ; 0,28]$, PIP = 0,77) et la végétation basse ($\beta_{\text{shortveg,t}} = 0,11 [-0,05 ; 0,27]$, PIP = 0,64), qui présentaient des effets de plus en plus positifs au fil du temps, bien qu'avec des intensités variables (Fig. 5B-C). Le second comprenait les pâturages pour le bétail ($\beta_{\text{livestock,t}} = -0,13 [-0,30 ; 0,02]$, PIP = 0,74) et la densité de population humaine ($\beta_{\text{pop,t}} = -0,19 [0,38 ; 0,02]$, PIP = 0,9), qui ont eu tendance à présenter des effets de plus en plus négatifs au fil du temps (Fig. 5B-C). **Enfin**, l'effet de la pollution lumineuse n'a montré **aucune** tendance temporelle significative ($\beta_{\text{lightpoll,t}} = 0,03 [-0,23 ; 0,27]$, PIP = 0,55). Les statistiques récapitulatives pour tous les paramètres de probabilité de persistance sont fournies dans les informations complémentaires, y compris le PIP, le $\tilde{R}$ et les tailles d'échantillon effectives ; tous les coefficients de régression annuels y figurent également.

Probabilité de détection

La probabilité de détection a fortement augmenté avec l'effort de recherche au cours de toutes les saisons de surveillance ($\beta_{\text{searcheffort,2014}} = 0,83 [0,63 ; 1,02]$; $\beta_{\text{searcheffort,2015}} = 0,53 [0,38 ; 0,68]$; $\beta_{\text{searcheffort,2017}} = 0,77 [0,64 ; 0,92]$; $\beta_{\text{searcheffort,2020}} = 0,82 [0,72 ; 0,92]$; Informations complémentaires), tandis que le manteau neigeux a eu des effets plus faibles et variables (chutes de neige 2014 = 0,1 [-0,00 ; 0,21] ; $\beta_{\text{snowfall,2015}} = -0,19 [-0,32 ; -0,05]$; $\beta_{\text{snowfall,2017}} = -0,27 [-0,38 ; -0,17]$; $\beta_{\text{snowfall,2020}} = 0,03 [-0,02 ; 0,09]$; informations complémentaires).

DISCUSSION

Notre analyse de la dynamique de présence du loup dans la région Alpine Italienne, fortement peuplée, entre 2014 et 2020 apporte un nouvel éclairage sur le processus de recolonisation de l'espèce. Nous avons démontré que l'expansion des loups constituait un processus continu et dynamique jusqu'en 2020, caractérisé par des probabilités de colonisation croissantes et une persistance relativement constante mais variable dans l'espace, ce qui a conduit à des taux d'expansion qui semblent se stabiliser ces dernières années. Il est important de noter que cette expansion de la population s'est accompagnée de changements temporels dans les

relations entre les caractéristiques du paysage et les probabilités de colonisation et de persistance, reflétant la capacité de l'espèce à s'adapter aux perturbations humaines tout en conservant une préférence pour les habitats naturels.

Le schéma d'occupation observé au cours de la première année correspondait à la sélection historique d'habitats documentée pour les loups en Europe. En 2014, les loups occupaient des sites caractérisés par des pourcentages élevés de couverture végétale (à la fois végétation naturelle basse et forêt), une plus grande richesse en espèces d'ongulés sauvages et des pâturages pour le bétail, tout en évitant les zones densément peuplées (Marucco 2009, Milanese et al. 2017, 2022, Roder et al. 2020, Cimatti et al. 2021, Planillo et al. 2024). **Le fait que la présence antérieure de loups se soit révélée être le prédicteur le plus significatif de la probabilité d'occupation au début de la période d'étude souligne l'importance de prendre en compte l'histoire de la population lorsqu'on étudie sa dynamique.** Dans notre cas, cela a permis au modèle d'identifier des zones présentant des probabilités d'occupation plus élevées dans le sud-ouest des Alpes, où les loups se sont réimplantés pour la première fois en 1995, et qui ont ensuite servi de point de départ à l'expansion de la population vers le nord et l'est (Marucco et al. 2023b). Entre 2014 et 2015, les probabilités de colonisation étaient globalement faibles, mais plus élevées dans les zones présentant un pourcentage élevé de couverture forestière et de végétation basse, une grande richesse en ongulés sauvages et des pâturages pour le bétail abondants (Fig. 4), ce qui reflète une préférence initiale pour les habitats naturels offrant une bonne disponibilité en proies (informations complémentaires).

Au fil du temps, les probabilités de colonisation ont augmenté dans l'ensemble de la zone d'étude, reflétant probablement l'augmentation globale de la taille de la population de loups, à la suite du rétablissement de l'espèce dans la région (Marucco et al. 2023a). **Dans le même temps**, l'association positive entre la probabilité de colonisation et les différentes covariables représentant les habitats naturels a semblé s'affaiblir, entraînant une légère diminution de la préférence relative des loups pour la colonisation de ces types d'habitats. Cela pourrait indiquer une expansion de la population de loups vers des altitudes plus basses, phénomène également observé ailleurs (Louvrier et al. 2018, Cimatti et al. 2021, Vorel et al. 2024). **L'effet décroissant de la richesse en ongulés, ainsi que le renversement de l'effet des pâturages pour le bétail, passant de positif à négatif, concordent également avec l'expansion de la population de loups vers les plaines, où les ongulés sauvages et les pâturages pour le bétail sont moins présents** (Canova et Meriggi 2025). Cela concorde également avec des données récentes suggérant que les loups de la région ont **élargi** leur régime alimentaire au-delà des seuls ongulés, en s'appuyant de plus en plus sur un éventail plus large d'espèces proies (Lazzeri et al. 2024, Travain et al. 2025). **De plus**, la légère tendance positive du logarithme de la densité de population humaine, conjuguée à la tendance négative observée pour la pollution lumineuse, suggère que les zones à présence humaine faible à modérée ne sont pas exclues de l'expansion des loups, tandis que les zones fortement urbanisées continuent d'être évitées. **En effet**, la pollution lumineuse identifie principalement les centres urbains, tandis que la densité humaine transformée en logarithme rend mieux compte des effets aux densités faibles à moyennes (informations complémentaires). Ce schéma concorde avec les observations faites auprès d'autres populations en cours de recolonisation, selon lesquelles les loups ont de plus en plus exploré des paysages anthropiques à mesure que les habitats naturels approchaient de la saturation ces dernières années (Zanni et al. 2023, Kuiper et al. 2024). **Si**

les loups semblent coloniser progressivement des zones plus diversifiées, leur persistance semble de plus en plus reposer sur les habitats naturels et le fait d'éviter les zones humaines.

Les estimations des paramètres indiquent que les **probabilités de persistance** des loups au début de la période d'étude (2014) étaient relativement homogènes dans toute la région étudiée et n'étaient que **modérément** associées aux covariables spatiales : elles présentaient une **corrélation positive** avec la végétation de faible hauteur et le couvert forestier, la richesse en espèces d'ongulés sauvages et la pollution lumineuse, et une **corrélation négative** avec la densité humaine et la présence de pâturages. **Au fil du temps, les effets tant positifs que négatifs ont gagné en intensité, conduisant à une répartition spatiale de plus en plus contrastée de la probabilité de persistance** (Fig. 5D). Ces résultats **concordent** avec des études antérieures montrant que les espaces naturels jouent un rôle fondamental dans le maintien des meutes établies au sein de paysages dominés par l'homme (Llaneza et al. 2016, Torretta et al. 2024). **Le fait que le couvert forestier soit la covariable dont l'effet s'est le plus renforcé au fil du temps concorde également avec des études antérieures, soulignant l'importance des zones de refuge, généralement définies comme des zones boisées, pour la survie des loups, même dans des environnements anthropisés** (Grilo et al. 2019, Hipólito et al. 2026). **D'autre part**, tant la densité humaine que, dans une moindre mesure, la présence de pâturages pour le bétail ont montré des effets de plus en plus négatifs sur la persistance, ce qui pourrait indiquer des zones où le conflit entre l'homme et la faune sauvage s'intensifie. **Les attaques contre le bétail déclenchent souvent des réactions de représailles et des persécutions illégales** (Linnell et al. 2001, Marino et al. 2016), ce qui peut gravement compromettre la persistance des loups, même dans des habitats par ailleurs adaptés. L'effet négatif accru de la densité humaine peut également refléter les défis auxquels les loups sont confrontés dans les paysages anthropiques, tels que l'augmentation de la mortalité accidentelle due aux collisions avec des véhicules (Lovari et al. 2007, Musto et al. 2021) ou l'intensification des conflits entre l'homme et la faune sauvage (Torretta et al. 2022) causés par des interactions négatives, telles que la prédation sur les chiens domestiques et autres animaux de compagnie (Iliopoulos et al. 2021, Kojola et al. 2023).

Notre analyse révèle en outre des tendances régionales distinctes, reflétant la **saturation** progressive de l'habitat optimal du loup dans la région (Fig. 2). Les loups se sont d'abord implantés avec succès dans les zones de **haute altitude** des Alpes occidentales et centrales, comme en témoignent les fortes probabilités initiales d'occupation et de persistance, qui sont restées constamment élevées dans ces régions. **En revanche**, la colonisation de ces dernières années s'est principalement produite vers l'est et vers des altitudes plus basses (Avanzinelli et al. 2024).

Même si notre modèle prédit que la colonisation est plus probable dans les zones de haute altitude, caractérisées par une proportion plus élevée de végétation rase et de forêts (Fig. 4D), la plupart de ces zones étaient déjà occupées en 2020, et les zones nouvellement colonisées avaient tendance à se situer à plus basse altitude et à être davantage anthropisées (Fig. 2). Cette progression spatiale de la colonisation pourrait indiquer que la population de loups a atteint un seuil de saturation dans les habitats naturels de haute altitude, comme dans les Alpes occidentales, et qu'elle s'étend désormais vers des paysages davantage anthropisés. Ce changement semble être motivé par la saturation des habitats plutôt que par une sélection

active de zones dominées par l'homme, comme l'indiquent la préférence relative persistante pour les habitats naturels et l'absence d'effets positifs marqués des variables anthropiques.

En conséquence, d'autres études ont montré qu'à l'échelle Européenne, **les variables environnementales**, plutôt que les indicateurs d'impact humain, restent les prédicteurs les **plus puissants** de la répartition des grands carnivores (Cretois et al. 2021), et que les loups ont réussi à recoloniser des paysages modérément anthropisés tels que les mosaïques de forêts et de terres agricoles (Blanco et Cortéz 2007, Chapron et al. 2014) et les agroécosystèmes (Ahmadi et al. 2014), mais ne s'établissent pas de manière permanente dans les zones à forte densité humaine (Chapron et al. 2014). **Cela concorde également avec nos résultats, qui ont montré que les loups peinent à persister dans ces paysages de plaine modifiés par l'homme, probablement en raison d'un risque de mortalité élevé et de conflits entre l'homme et la faune sauvage.** Ces zones de transition, où des tentatives de colonisation ont lieu mais où la persistance reste faible, constitueront probablement les frontières critiques pour la conservation du loup, nécessitant des efforts de gestion ciblés et des recherches visant à concilier l'expansion du loup avec les activités humaines.

À cet égard, de futures analyses intégrant explicitement l'autocorrélation spatiale, la dynamique des déplacements pendant la colonisation (Chandler et al. 2015) ou la connectivité entre cellules voisines (Solà et al. 2024) pourraient aider à mieux prédire ces dynamiques de population et à affiner davantage notre compréhension des processus qui les sous-tendent.

References

- Ahmadi, M., López-Bao, J. V. and Kaboli, M. 2014. Spatial heterogeneity in human activities favors the persistence of wolves in agroecosystems. – PLOS One 9: e108080.
- Aldinucci, M., Bagnasco, S., Lusso, S., Pasteris, P., Rabellino, S. and Vallerio, S. 2017. OCCAM: a flexible, multi-purpose and extendable HPC cluster. – J. Phys. Conf. Ser. 898: 082039.
- Avanzinelli, E., Bisi, F., Boiani, M. V., Bombieri, G., Bragalanti, N., Calderola, S., Carolli, S., Chioso, C., Fattori, U., Ferrari, P., Menzano, A., Pedrotti, L., Pernechele, E., Righetti, D., Tomasella, M., Truc, F. and Marucco, F. 2024. La distribuzione del lupo nelle regioni alpine (2020–2024). – LIFE WolfAlps EU, www.lifewolfalps.eu/wp-content/uploads/2024/11/CAM_PIONAMENTO-2020-2024_REGIONI-ALPINE-LWA-EU.pdf.
- Bailey, L. L., Mackenzie, D. I. and Nichols, J. D. 2014. Advances and applications of occupancy models. – Methods Ecol. Evol. 5: 1269–1279.
- 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.
- Boiani, M. V., Dupont, P., Bischof, R., Friard, O., Bisi, F., Bombieri, G., Calderola, S., Carolli, S., Chioso, C., Corlatti, L., Fattori, U., Ferrari, P., Filacorda, S., Geary, M., Molinari, P., Pernechele, E., Righetti, D., Tomasella, M., Truc, F., Avanzinelli, E., von Hardenberg, A. and Marucco, F. 2026. Data from: Changing patterns of colonisation and persistence during the wolf recolonisation of the human-dominated Italian Alpine region. – Zenodo Repository, <https://doi.org/10.5281/zenodo.19556978>.
- Boiani, M. V., Dupont, P., Bischof, R., Milleret, C., Friard, O., Geary, M., Avanzinelli, E., von Hardenberg, A. and Marucco, F. 2024. When enough is enough: optimising monitoring effort for large-scale wolf population size estimation in the Italian Alps. – Ecol. Evol. 14: e70204.
- Boitani, L. et al. 2022. Assessment of the conservation status of the wolf (*Canis lupus*) in Europe. – Large carnivore initiative for Europe, <https://rm.coe.int/inf45e-2022-wolfassessment-bern-convention-2791-5979-4182-1-2/1680a7fa47>.

- Broms, K. M., Hooten, M. B., Johnson, D. S., Altwegg, R. and Conquest, L. L. 2016. Dynamic occupancy models for explicit colonization processes. – *Ecology* 97: 194–204.
- Canova, L. and Meriggi, A. 2025. Reclaiming the man-made plain: ecological factors influencing the colonization of the wolf *Canis lupus* in the western Po Plain (NW Italy). – *Hystrix* 36: 16–22.
- Chandler, R. B., Muths, E., Sigafus, B. H., Schwalbe, C. R., Jarchow, C. J. and Hossack, B. R. 2015. Spatial occupancy models for predicting metapopulation dynamics and viability following reintroduction. – *J. Appl. Ecol.* 52: 1325–1333.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. – *Science* 346: 1517–1519.
- Cimatti, M. et al. 2021. Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. – *Divers. Distrib.* 27: 602–617.
- Cretois, B., Linnell, J. D. C., Van Moorter, B., Kaczensky, P., Nilsen, E. B., Parada, J. and Rød, J. K. 2021. Coexistence of large mammals and humans is possible in Europe's anthropogenic landscapes. – *Isience* 24: 103083.
- de Valpine, P., Turek, D., Paciorek, C. J., Anderson-Bergman, C., Lang, D. T. and Bodik, R. 2017. Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. – *J. Comput. Graph. Stat.* 26: 403–413.
- Di Bernardi, C. et al. 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. – *PLoS Sustain. Transform.* 4: e0000158.
- 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. and Randi, E. 2007. From the apennines to the alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. – *Mol. Ecol.* 16: 1661–1671.
- Faluccci, A., Maiorano, L., Tempio, G., Boitani, L. and Ciucci, P. 2013. Modeling the potential distribution for a range-expanding species: wolf recolonization of the alpine range. – *Biol. Conserv.* 158: 63–72.
- Fechter, D. and Storch, I. (2014). How many wolves (*Canis lupus*) fit into Germany? The role of assumptions in predictive rule-based habitat models for habitat generalists. – *PLoS One* 9: e101798.
- Franklin, J. 2013. Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. – *Divers. Distrib.* 19: 1217–1223.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., Dunson, D. B., Vehtari, A. and Rubin, D. B. 2013. Bayesian data analysis. – Chapman and Hall/CRC.
- Gervasi, V., Aragno, P., Salvatori, V., Caniglia, R., De Angelis, D., Fabbri, E., La Morgia, V., Marucco, F., Velli, E. and Genovesi, P. 2024. Estimating distribution and abundance of wide-ranging species with integrated spatial models: opportunities revealed by the first wolf assessment in south-central Italy. – *Ecol. Evol.* 14: e11285.
- Glenz, C., Massolo, A., Kuonen, D. and Schlaepfer, R. (2001). A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland). – *Landsc. Urban Plan.* 55: 55–65.
- Green, P. J. 1995. Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. – *Biometrika* 82: 711–732.
- Grilo, C., Lucas, P. M., Fernández-Gil, A., Seara, M., Costa, G., Roque, S., Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F., Petrucci-Fonseca, F. and Revilla, E. 2019. Refuge as major habitat driver for wolf presence in human-modified landscapes. – *Anim. Conserv.* 22: 59–71.
- Guimarães, N. F., Álvares, F., Ďurová, J., Urban, P., Bučko, J., Ilko, T., Brndiar, J., Štofík, J., Pataky, T., Barančeková, M., Kropil, R. and Smolko, P. 2022. What drives wolf preference towards wild ungulates? Insights from a multi-prey system in the Slovak Carpathians. – *PLoS One* 17: e0265386.
- Guisan, A. et al. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. – *Ecol. Lett.* 16: 1424–1435.
- Guisan, A., Thuiller, W. and Zimmermann, N. E. 2017. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. – Cambridge Univ. Press.
- Hipólito, D., Figueiredo, A. M., Ferreira, E., Barros, T., Kusak, J., Fonseca, C. and Torres, R. T. 2026. Humans, shrublands and fires are affecting an endangered wolf population. – *Sci. Rep.* 16: 9995.
- Iliopoulos, Y., Antoniadis, E., Kret, E., Zakkak, S. and Skartsis, T. 2021. Wolf–hunting dog interactions in a biodiversity hot spot area in northern Greece: preliminary assessment and implications for conservation in the Dadia-Lefkimi-Soufli Forest National Park and adjacent areas. – *Animals* 11: 3235.
- Johnston, A., Auer, T., Fink, D., Strimas-Mackey, M., Iliff, M., Rosenberg, K. V., Brown, S., Lancot, R., Rodewald, A. D. and Kelling, S. 2020. Comparing abundance distributions and range maps in spatial conservation planning for migratory species. – *Ecol. Appl.* 30: e02058.
- Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Huber, D. and Boitani, L. 2021. Distribution of large carnivores in Europe 2012–2016: Distribution maps for brown bear, Eurasian lynx, grey wolf, and wolverine. – <https://doi.org/10.5281/zenodo.5060137>.
- Kaczensky, P., Ranc, N., Hatlauf, J., Payne, J., Acosta-Pankov, I., Drouet-Hoguet, N. and Boitani, L. 2024. Large carnivore distribution maps and population updates 2017–2022/23. – IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) and Istituto di Ecologia Applicata (IEA), https://lciepub.nina.no/pdf/638672209981921829_2024_11_14_Large_Carnivore_range%20and%20population%20estimate%20update%202017-2022_1.2.pdf.
- Kéry, M., Marboutin, E., Molinari, P., Koren, I., Fuxjäger, C., Breitenmoser-Würsten, C., Wölf, S., Fasel, M., Kos, I., Wölf, M. and Breitenmoser, U. 2012. Monitoring in the presence of possible species misidentification. – *Anim. Conserv.* 15: 266–273, <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00511.x>.
- Kéry, M., Guisera-Aroita, G. and Lahoz-Monfort, J. J. 2013. Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. – *J. Biogeogr.* 40: 1463–1474, <https://doi.org/10.1111/jbi.12087>.
- Kojala, I., Hallikainen, V., Nivala, V., Heikkinen, S., Tikkunen, M., Huhta, E., Ruha, L. and Pusenius, J. 2023. Wolf attacks on hunting dogs are negatively related to prey abundance in Finland: an analysis at the wolf territory level. – *Eur. J. Wildl. Res.* 69: 26.
- Kuijper, D. P. J., Diserens, T. A., Say-Sallaz, E., Kasper, K., Szafranska, P. A., Szewczyk, M., Stępiński, K. M. and Churski, M. 2024. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. – *J. Appl. Ecol.* 61: 906–921.
- La Morgia, V., Marucco, F., Aragno, P., Salvatori, V., Gervasi, V., De Angelis, D., Fabbri, E., Caniglia, R., Velli, E., Avanzinelli, E., Boiani, M. V. and 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". – ISPRA.

- Lazzeri, L., Belardi, I., Pacini, G., Fattorini, N. and Ferretti, F. 2024. Beyond ungulate density: prey switching and selection by the wolf in a recolonised area. – *Global Ecol. Conserv.* 54: e03069.
- Linnell, J. D. C., Swenson, J. E. and Anderson, R. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. – *Anim. Conserv.* 4: 345–349.
- Linnell, J. D. C., Broseth, H., Odden, J. and Nilsen, E. B. 2010. Sustainably harvesting a large carnivore? Development of Eurasian lynx populations in Norway during 160 years of shifting policy. – *Environ. Manage.* 45: 1142–1154.
- Linnell, J. D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R. and Kaltenborn, B. 2020. The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. – *Biol. Conserv.* 244: 108500.
- Llaneza, L., López-Bao, J. V. and Sazatornil, V. 2012. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. – *Divers. Distrib.* 18: 459–469.
- Llaneza, L., García, E. J., Palacios, V., Sazatornil, V. and López-Bao, J. V. 2016. Resting in risky environments: the importance of cover for wolves to cope with exposure risk in human-dominated landscapes. – *Biodivers. Conserv.* 25: 1515–1528.
- Louvrier, J., Duchamp, C., Lauret, V., Marboutin, E., Cubaynes, S., Choquet, R., Miquel, C. and Gimenez, O. 2018. Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. – *Ecography* 41: 647–660.
- Lovari, S., Sforzi, A., Scala, C. and Fico, R. 2007. Mortality parameters of the wolf in Italy: does the wolf keep himself from the door? – *J. Zool.* 272: 117–124.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G. and Franklin, A. B. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. – *Ecology* 84: 2200–2207.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Hines, J. E. and Bailey, L. L. 2006. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. – Elsevier.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Andrew Royle, J., Pollock, K. H., Bailey, L. L. and Hines, J. E. 2017. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence, 2nd edn. – Acad. Press.
- Marino, A., Braschi, C., Ricci, S., Salvatori, V. and Ciucci, P. 2016. Ex post and insurance-based compensation fail to increase tolerance for wolves in semi-agricultural landscapes of central Italy. – *Eur. J. Wildl. Res.* 62: 227–240.
- Martin, J., Fackler, P. L., Nichols, J. D., Runge, M. C., McIntyre, C. L., Lubow, B. L., McCluskie, M. C. and Schmutz, J. A. 2011. An adaptive-management framework for optimal control of hiking near golden eagle nests in Denali National Park. – *Conserv. Biol.* 25: 316–323.
- Marucco, F. 2009. Spatial population dynamics of a recolonizing wolf population in the western Alps. – Univ. of Montana.
- Marucco, F., La Morgia, V., Aragno, P., Salvatori, V., Caniglia, R., Fabbri, E., Mucci, N. and Genovesi, P. 2020. Linee guida e protocolli per il monitoraggio nazionale del lupo in Italia. Realizzate nell'ambito della convenzione ISPRA-Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare (ora Ministero per la Transizione Ecologica) per "Attività di monitoraggio nazionale nell'ambito del Piano di Azione del lupo". – ISPRA.
- Marucco, F. et al. 2023a. A multidisciplinary approach to estimating wolf population size for long-term conservation. – *Conserv. Biol.* 37: e14132.
- Marucco, F., Reinhardt, I., Avanzinelli, E., Zimmermann, F., Manz, R., Potočník, H., Černe, R., Rauer, G., Walter, T., Knauer, F., Chapron, G. and Duchamp, C. 2023b. Transboundary monitoring of the wolf alpine population over 21 years and seven countries. – *Animals* 13: 3551.
- Massolo, A. and Meriggi, A. 1998. Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability. – *Ecography* 21: 97–107.
- Mech, L. D. 1995. The challenge and opportunity of recovering wolf populations. – *Conserv. Biol.* 9: 270–278.
- Meriggi, A. and Lovari, S. 1996. A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? – *J. Appl. Ecol.* 33: 1561.
- 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: Angelici, F. M. and Rossi, L. (eds), *Problematic wildlife II*. Springer, pp. 111–138.
- Milanesi, P., Breiner, F. T., Puopolo, F. and Holderegger, R. 2017. European human-dominated landscapes provide ample space for the recolonization of large carnivore populations under future land change scenarios. – *Ecography* 40: 1359–1368.
- Milanesi, P., Puopolo, F. and Zellweger, F. 2022. Landscape features, human disturbance or prey availability? What shapes the distribution of large carnivores in Europe? – *Land* 11: 1807.
- Moqanaki, E., Milleret, C., Dupont, P., Mattisson, J., Dey, S., Brøseth, H., Aronsson, M., Persson, J., Wabakken, P., Flagstad, Ø. and Bischof, R. 2025. Environmental variability across space and time drives the recolonization pattern of a historically persecuted large carnivore. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 122: e2401679122.
- Musto, C. et al. 2021. Men and wolves: anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy. – *Global Ecol. Conserv.* 32: e01892.
- Nakamura, M., López-Bao, J. V., Rio-Maior, H., Roque, S., Gil, P., Serronha, A., García, E., Hernández Palacios, O., Ferrão da Costa, G., Álvares, F., Petrucci-Fonseca, F., Gimenez, O. and Monteroso, P. 2023. Insights into the dynamics of wolf occupancy in human-dominated landscapes. – *Biol. Conserv.* 286: 110316.
- Nowak, S. and Mysłajek, R. W. 2016. Wolf recovery and population dynamics in western Poland, 2001–2012. – *Mamm. Res.* 61: 83–98.
- Nowak, S., Mysłajek, R. W., Szewczyk, M., Tomczak, P., Borowik, T. and Jędrzejewska, B. 2017. Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonizing western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. – *Divers. Distrib.* 23: 1353–1364.
- Oakleaf, J. K., Murray, D. L., Oakleaf, J. R., Bangs, E. E., Mack, C. M., Smith, D. W., Fontaine, J. A., Jimenez, M. D., Meier, T. J. and Niemeyer, C. C. 2006. Habitat selection by recolonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States. – *J. Wildl. Manage.* 70: 554–563.
- O'Hara, R. B. and Sillanpää, M. J. 2009. A review of Bayesian variable selection methods: what, how and which. – *Bayesian Anal.* 4: 85–117.

- O'Neil, S. T., Vucetich, J. A., Beyer Jr, D. E., Hoy, S. R. and Bump, J. K. 2020. Territoriality drives preemptive habitat selection in recovering wolves: Implications for carnivore conservation. – *J. Anim. Ecol.* 89: 1433–1447.
- Planillo, A., Wenzler-Meya, M., Reinhardt, I., Kluth, G., Michler, F. U., Stier, N., Louvrier, J., Steyer, K., Gillich, B., Rieger, S., Knauer, F., Kuemmerle, T. and Kramer-Schadt, S. 2024. Understanding habitat selection of range-expanding populations of large carnivores: 20 years of grey wolves (*Canis lupus*) recolonizing Germany. – *Divers. Distrib.* 30: 71–86.
- Rehman, E. U., Din, J. U., Ahmad, S., Hameed, S., Shah, K. A., Mehmood, T. and Nawaz, M. A. 2021. Insight into occupancy determinants and conflict dynamics of grey wolf (*Canis lupus*) in the dry temperate zone of HinduKush Range. – *Global Ecol. Conserv.* 25: e01402.
- Roder, S., Biollaz, F., Mettaz, S., Zimmermann, F., Manz, R., Kéry, M., Vignali, S., Fumagalli, L., Arlettaz, R. and Braunisch, V. 2020. Deer density drives habitat use of establishing wolves in the western European Alps. – *J. Appl. Ecol.* 57: 995–1008.
- Royle, J. A. and Kéry, M. 2007. A Bayesian state–space formulation of dynamic occupancy models. – *Ecology* 88: 1813–1823.
- Solà, O., Aquilué, N., Fraixedas, S. and Brotons, L. 2024. Evaluating the influence of neighborhood connectivity and habitat effects in dynamic occupancy species distribution models. – *Ecography* 2024: e06985.
- Stevens, T. K., Williams, D. A. and Hale, A. M. 2023. Occupancy models disentangle the drivers of avian urban avoidance in North America's largest urban forest. – *Biol. Conserv.* 280: 109992.
- Swenson, J. E., Wabakken, P., Sandegren, F., Björvall, A., Franzén, R. and Söderberg, A. 1995. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. – *Wildl. Biol.* 1: 11–25.
- Torres, R. T., Silva, N., Brotas, G. and Fonseca, C. 2015. To eat or not to eat? The diet of the endangered Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in a human-dominated landscape in central Portugal. – *PLoS One* 10: e0129379.
- Torretta, E., Corradini, A., Pedrotti, L., Bani, L., Bisi, F. and Don-dina, O. 2022. Hide-and-seek in a highly human-dominated landscape: Insights into movement patterns and selection of resting sites of rehabilitated wolves (*Canis lupus*) in northern Italy. – *Animals* 13: 46.
- 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.
- Travain, T., Filonzi, L., Ferrari, C., Fogu, L., Ardenghi, A., Persico, D., Valsecchi, P., Rontani, P. M. and Marzano, F. N. 2025. A morphological and molecular approach confirms Italian wolf *Canis lupus italicus* predation on alien invasive species in the Po Plain and supports its role in providing ecosystem services. – *J. Vertebr. Biol.* 74: 25003.1-13. <https://doi.org/10.25225/jvb.25003>.
- Valière, N., Fumagalli, L., Gielly, L., Miquel, C., Lequette, B., Poulle, M.-L., Weber, J.-M., Arlettaz, R. and Taberlet, P. 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. – *Anim. Conserv.* 6: 83–92.
- Vorel, A., Kadlec, I., Toulec, T., Selimovic, A., Horníček, J., Vojtěch, O., Mokry, J., Pavlačík, L., Arnold, W., Cornils, J., Kutal, M., Duľa, M., Žák, L. and Barták, V. 2024. Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. – *Wildl. Biol.* 2024: e01245.
- Zanni, M., Brogi, R., Merli, E. and Apollonio, M. 2023. The wolf and the city: Insights on wolves' conservation in the Anthropocene. – *Anim. Conserv.* 26: 766–780.