

Modélisation de la favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe (Lutra lutra L.) dans les pays limitrophes de la Belgique

Auteur : Stasse, Nora

Promoteur(s) : Dufrêne, Marc; 26275

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/22328>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative" (BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

MODÉLISATION DE LA FAVORABILITÉ DE L'HABITAT POUR LA LOUTRE D'EUROPE (*Lutra lutra* L.) DANS LES PAYS LIMITROPHES DE LA BELGIQUE

NORA STASSE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORêTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : MARC DUFRÊNE & QUENTIN DUBOIS

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech. Le présent document n'engage que son autrice.

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par les promoteurs membres du personnel enseignant de GxABT.

MODÉLISATION DE LA FAVORABILITÉ DE L'HABITAT POUR LA LOUTRE D'EUROPE (*Lutra lutra* L.) DANS LES PAYS LIMITROPHES DE LA BELGIQUE

NORA STASSE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORêTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : MARC DUFRÊNE & QUENTIN DUBOIS

Remerciements

Je tiens particulièrement à remercier Quentin Dubois pour son soutien précieux, ses encouragements, ses conseils, son suivi et sa compréhension tout au long de l'année écoulée. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir permis de réaliser ce travail.

Je remercie également Professeur Dufrêne qui a accepté d'être co-promoteur de ce mémoire.

Merci au Contrat Rivière Semois-Chiers, à Yanick, Nelson, Céline, Valère, Céline, Bérenger et Bastien pour leur accueil dans cette magnifique région. Ce ne fut pas long mais je garderai de jolis souvenirs.

Merci à Corentin Rousseau et à Céline De Caluwé du WWF-Belgique pour leur intérêt qui m'a motivée plus d'une fois.

Merci à Thomas Coppée pour son temps précieux et son aide concernant les questions épineuses sur les modèles.

Merci à Vinciane Schockert du DEMNA qui m'a si bien accueillie lors de mon premier stage. J'ai beaucoup appris et cela a renforcé mon désir de travailler pour la protection des mammifères. Merci d'avoir accepté d'être membre de mon jury, cela signifie beaucoup pour moi.

Merci également aux Professeurs Vermeulen et Mahy, et à Monsieur Licoppe d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Merci à Gérard Schmidt d'avoir recherché d'anciens travaux pour moi. Merci pour nos échanges.

Merci à mes parents qui m'ont permis de réaliser ces études et tant soutenue.

Merci à ma famille qui m'a encouragée jusqu'à la fin.

Merci à mes amis et amies qui m'ont motivée.

Résumé

La Loutre d'Europe est un mammifère semi-aquatique dont les effectifs ont drastiquement chuté en Europe de l'Ouest au début du XX^e siècle en raison de la vaste campagne d'éradication qui fut mise en place. Malgré la protection de l'espèce dans divers pays européens durant la seconde moitié du siècle, les populations de loutres ont poursuivi leur déclin. Pour remédier à la situation, des projets LIFE, des plans d'action nationaux et d'autres initiatives ont été mis en œuvre pour aider l'espèce à recoloniser son habitat naturel. Les populations ont ainsi vu leur distribution augmenter. Cependant, les preuves de présence entre l'est de la France et l'ouest de l'Allemagne, en passant par la Belgique et le Grand-Duché de Luxembourg restent très rares. Afin de déterminer les habitats préférentiellement recolonisés par l'espèce, de cibler les zones d'action prioritaires et d'identifier les actions nécessaires, un modèle de favorabilité de l'habitat (Habitat Suitability Model – HSM) pour la Loutre d'Europe s'avère être un outil précieux. Dans le cadre de ce mémoire, et au sein de l'aire d'étude couvrant la Belgique, la France, les Pays-Bas, le Grand-Duché de Luxembourg et l'Allemagne, plusieurs HSM utilisant la méthode de l'entropie maximale (Maximum Entropy – MaxEnt) ont été réalisés en fonction de divers paramètres d'entrée : nombre de variables prises en compte, valeur du coefficient de régularisation β , prise en compte ou non de certaines classes de caractéristiques. Six modèles ont été retenus et comparés sur base de métriques d'évaluation de la qualité et de la performance telles que l'AUC, l'AICc, le CBI et la matrice de confusion dont sont dérivées des valeurs de TSS, sensibilité, spécificité et précision. Le modèle optimal a été sélectionné (modèle 21, $\beta=1$, LQHPT) et les courbes de réponse de l'espèce aux différentes variables ont été analysées. Les trois variables expliquant la moitié du modèle sont la densité surfacique de milieux ouverts secs, la température et les précipitations du trimestre le plus chaud. Des exemples d'analyses complémentaires sont ensuite donnés. Enfin, les régions Bourgogne-Franche-Comté et Grand Est sont désignées comme potentiel couloir de dispersion, les loutres pouvant passer par le Rhin Supérieur et Moyen, la Moselle puis s'étendre davantage sur la Sûre, la Semois et l'Ourthe jusqu'aux Hautes Fagnes.

Abstract

The European Otter is a semi-aquatic mammal whose populations drastically declined in Western Europe at the beginning of the 20th century due to a large-scale eradication campaign. Despite the species' protection in various European countries during the second half of the century, otter populations continued to decline. To tackle the issue, LIFE projects, national action plans, and other initiatives have been realized to help the species recolonize its natural habitat. Consequently, its distribution has increased. However, evidence of its presence between eastern France and western Germany, passing through Belgium and the Duchy of Luxembourg, remains very rare. In order to determine the habitats preferentially recolonized by the species, to target priority action areas, and to identify required actions, a Habitat Suitability Model (HSM) for the European Otter is a valuable tool. In the context of this thesis, and within the study area covering Belgium, France, the Netherlands, the Duchy of Luxembourg and Germany, several HSMs using the Maximum Entropy (MaxEnt) method have been developed based on various input parameters: the number of variables considered, the value of the regularization coefficient β , and the inclusion or exclusion of some feature classes. Six models were selected and compared based on quality and performance metrics such as AUC, CBI, AICc, and the confusion matrix from which values for TSS, sensitivity, specificity and accuracy are derived. The optimal model was selected (model 21, $\beta=1$, LQHPT) and the species response curves to the different variables were analyzed. The three variables explaining half of the model are the surface density of dry open areas, temperature and precipitation in the warmest quarter. Examples of additional analyses are then given. Finally, the Bourgogne-Franche-Comté and Grand Est regions are identified as potential dispersal corridor, with otters moving through the Upper and Middle Rhine, the Moselle and then dispersing along the Sûre, Semois and Ourthe rivers to the Hautes Fagnes.

Préambule

Le Parc National de la Vallée de la Semois (PNVS), officialisé en 2022, est l'un des six parcs nationaux de Belgique. Il s'agit d'une fondation portée par les parcs naturels de Gaume et d'Ardenne Méridionale. Parmi les autres opérateurs du PNVS, on retrouve le Contrat Rivière Semois-Chiers qui m'a accueillie dans le cadre de ce mémoire.

Le PNVS est intéressé d'obtenir une cartographie des régions favorables pour la loutre dans les pays limitrophes de la Belgique afin de créer et participer à des projets en faveur du retour de l'espèce. Cette cartographie permettrait d'avoir une vision globale des régions prioritaires avant de passer à des projets locaux plus concrets. De fait, le modèle pourra par la suite être appliqué à une échelle plus fine afin d'identifier les couloirs de dispersion entre le PNVS et les populations les plus proches, et d'identifier le type d'actions nécessaires.

Le modèle cartographique créé pourra potentiellement servir d'élément de discussion avec d'autres acteurs intéressés par la conservation de la loutre. Le PNVS et d'autres organismes de protection de la nature et de l'environnement, dont le WWF-Belgique, pourraient également s'en servir pour soutenir un plaidoyer visant à financer leurs actions pour le retour de la loutre dans les régions prioritaires, via des projets LIFE ou Interreg par exemple. La mise en place d'un projet en Wallonie ferait office de prolongement géographique avec le projet Interreg Flandre-Pays-Bas « Otter over de grens » (« la loutre traverse la frontière ») démarré en avril 2024 dont l'objectif est de restaurer les couloirs de dispersion entre la Flandre et les Pays-Bas (Interreg Vlaanderen-Nederland, s.d.).

Table des matières

Remerciements	5
Résumé	6
Abstract	7
Préambule	8
Table des matières	9
Liste des abréviations, sigles et acronymes	12
Liste des figures	14
Liste des tables	15
1. Introduction	16
1.1. Contexte général.....	16
1.2. Objectif du TFE.....	17
2. Matériel et méthode	19
2.1. Aire d'étude.....	19
2.2. Présentation de l'espèce	20
2.2.1. Habitat et territoire	20
2.2.2. Abris	21
2.2.3. Alimentation.....	22
2.2.4. Reproduction	22
2.2.5. Relation avec l'humain et statuts de protection et de conservation	22
2.2.6. Facteurs du déclin de la population de loutres	23
2.2.7. Répartition et dynamique des populations	24
a. Belgique	25
b. France	26
c. Pays-Bas	27
d. Allemagne	28
e. Grand-Duché de Luxembourg.....	29
2.3. Compilation des données d'observation	30
2.4. Variables environnementales.....	32
2.4.1. Topographie.....	34
a. DEM (Digital Elevation Model) : l'altitude	34
b. Pente	34

c. Exposition : sous-secteurs	34
d. Rugosité du terrain	35
2.4.2. Variables bioclimatiques (température et pluviométrie)	35
2.4.3. Occupation du sol (Land cover)	36
2.4.4. Analyse de la colinéarité (VIF)	36
2.5. Choix de la méthode : MaxEnt.....	37
2.6. Background points.....	40
2.7. Limites de la méthode	40
2.8. Entraînement des modèles MaxEnt.....	41
2.8.1. Bibliothèque dismo	42
2.8.2. Bibliothèque ENMeval.....	43
2.8.2.1. Sélection de modèles ENMeval	44
2.9. Évaluation de la qualité des modèles	45
a. Aire sous la courbe ROC (AUC).....	45
b. Critère d'Information d'Akaike corrigé (AICc)	46
c. Continuous Boyce Index (CBI).....	46
d. Matrice de confusion & True Skill Statistic (TSS)	47
e. Courbes de réponse et contribution des variables au modèle.....	48
3. Résultats.....	49
3.1. Analyse de la colinéarité (VIF)	49
3.2. Comparaison des AICc des 36 modèles d'ENMeval	49
3.3. Cartes présentant la favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe	50
3.4. Cartes de prédiction binaire de la distribution de la Loutre d'Europe	51
3.5. Fréquences des valeurs de favorabilité.....	52
3.6. Valeurs des métriques d'évaluation.....	53
3.7. Courbes de réponses pour chacune des 21 variables.....	53
3.8. Contribution des variables aux modèles.....	58
4. Discussion.....	60
4.1. Discussion des résultats.....	60
4.1.1. Cartographies	60
4.1.2. Métriques.....	61
4.1.3. Courbes de réponse	62
4.2. Discussion des méthodes.....	65

4.2.1.	Échelle et limites géographiques.....	65
4.2.2.	Échelle temporelle.....	65
4.2.3.	Acquisition des occurrences de loutres et génération des pseudo-absences	66
4.2.4.	Les variables explicatives.....	66
4.2.1.	Algorithmes MaxEnt et validations.....	67
5.	Perspectives	68
6.	Conclusion	69
7.	Bibliographie	70
8.	Annexes	78

Liste des abréviations, sigles et acronymes

ADN =	Acide Désoxyribonucléique
AICc =	Critère d'Information d'Akaike corrigé
AUC =	Area Under the ROC Curve
CBI =	Continuous Boyce Index
CITES =	Convention on International Trade of Endangered Species, soit en français Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction
CR =	Critically endangered, soit en danger critique en français (classification de l'IUCN)
DDT =	Dichlorodiphényltrichloroéthane
ENFA =	Ecological Niche Factor Analysis
DEM =	Digital Elevation Model
GBIF =	Global Biodiversity Information Facility
GDAL =	Geospatial Data Abstraction Library
GDL =	Grand-Duché de Luxembourg
GISCO =	Geographical Information System of the Commission
GLM =	Generalized Linear Model
GMES - RDA =	Global Monitoring for the Environment and Security - Research Data Alliance
HCB =	Hexachlorobenzène
HSM =	Habitat Suitability Model, soit en français Modèle de la favorabilité de l'habitat
IUCN =	International Union for Conservation of Nature, soit en français UICN, Union Internationale pour la Conservation de la Nature
LANUV =	Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz, soit en français Office national de la nature, de l'environnement et de la protection des consommateurs
LCN =	Loi sur la Conservation de la Nature (Wallonie)

LIFE = L'Instrument Financier pour l'Environnement

MaxEnt = Maximum Entropy

MNHN = Museum National d'Histoire Naturelle (France)

mSSS = Maximum Sum of Sensitivity and Specificity, soit en français somme maximale de la sensibilité et de la spécificité

NPV = Negative Predictive Value

NT = Near Threatened, soit quasi menacé en français (classification de l'IUCN)

ONCF = Office National de la Chasse et de la Faune sauvage (France)

PBDEs = les polybromodiphényléthers

PCBs = les polychlorobiphényles

PNVS = Parc National de la Vallée de la Semois

RDA = République Démocratique Allemande (est)

RFA = République Fédérale d'Allemagne (ouest)

ROC = Receiver Operating Characteristic

SFEPM = Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères

TRI = Terrain Rugosity Index, soit en français Index de Rugosité du Terrain

TSS = True Skill Statistics

UTM = Universal Transverse Mercator, soit en français Transverse Universelle de Mercator

VIF = Variance Inflation Factor

VU = Vulnérable (classification de l'IUCN)

WWF = World Wide Fund for Nature

Liste des figures

Figure 1. Limites géographiques de l'aire d'étude	19
Figure 2. Répartition géographique de la Loutre d'Europe dans le monde.....	25
Figure 3. Localisation des observations de loutres en Flandre (2010-2019).....	26
Figure 4. Répartition de la loutre en Région wallonne (1970-2006).....	26
Figure 5. Évolution de la répartition de la Loutre d'Europe en France (1950-2021).....	27
Figure 6. Répartition de la Loutre d'Europe aux Pays-Bas (2002-mi-2020)	28
Figure 7. Répartition de la Loutre d'Europe en Allemagne en 2024.....	29
Figure 8. Indices de présence de la Loutre d'Europe au GDL entre 1991 et 1995	29
Figure 9. Schéma synthétique des variables et des paramètres d'entrée pour les deux méthodes MaxEnt réalisées menant aux six modèles qui seront comparés	42
Figure 10. Exemple schématisé du partitionnement en damier selon checkerboard2.....	44
Figure 11. Graphique des valeurs de ΔAICc ($\text{AICc} - \text{AICc min}$) pour les 36 modèles entraînés par ENMeval.	49
Figure 12. Cartographies prédictives de la favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe pour les six modèles retenus.....	50
Figure 13. Cartographies de prédiction binaire (présente/absente) pour les six modèles retenus	51
Figure 14. Histogrammes des fréquences des valeurs de favorabilité de l'habitat pour les six modèles.....	52
Figure 15. Les 21 courbes de réponses du modèle 21 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.....	54
Figure 16. Les 21 courbes de réponses du modèle LQHP 0.5 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.....	55
Figure 17. Les 21 courbes de réponses du modèle LQHPT 1 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.....	56
Figure 18. Les 21 courbes de réponses du modèle H 2 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.....	57
Figure 19. Pourcentages de contribution des 21 variables au modèle 21.....	58
Figure 20. Pourcentages de contribution des 20 variables au modèle 20.....	58
Figure 21. Pourcentages de contribution des 19 variables au modèle 19.....	59

Liste des tables

Tableau 1. Nombre final d'observations de Loutres d'Europe retenues par pays.....	31
Tableau 2. Liste des 35 variables explicatives obtenues, avant analyse de colinéarité.....	33
Tableau 3. Valeurs du VIF pour les 21 variables retenues par l'analyse de colinéarité	49
Tableau 4. Valeurs des 10 métriques d'évaluation et le nombre de coefficients des six modèles retenus	53

1. Introduction

1.1. Contexte général

La Loutre d'Europe (*Lutra lutra* L., 1758), ci-après dénommée loutre dans ce mémoire, est une espèce qui était présente en abondance sur la quasi-totalité des cours d'eau de l'Europe et de l'Asie au XIX^e siècle (de Selys Longchamps, 1842 cité par Libois *et al.*, 1982). Au cours du siècle suivant, l'espèce a subi un important déclin en Europe de l'Ouest jusqu'à en avoir presque disparu. En effet, considérée comme faisant concurrence aux pêcheurs et pisciculteurs, la loutre a subi une campagne d'éradication à partir de la fin du XIX^e siècle (Libois *et al.*, 1982). La Belgique et le Grand-Duché de Luxembourg (GDL) octroyaient des primes pour chaque loutre abattue. Dans les autres pays d'Europe de l'Ouest, l'espèce était légalement et intensivement chassée (Beslagic *et al.*, 2017).

En République Démocratique Allemande (RDA), il semblerait que le déclin de la population de loutres se marque après 1914 par la diminution des captures (Stubbe, 1977 cité par Libois *et al.*, 1982). Aux Pays-Bas, l'espèce était déjà presque éteinte en 1940 (Kleijn & Van Bree, 1966 cités par Libois *et al.*, 1982). En France, la loutre n'était déjà plus présente dans le Rhin, la Seine et le Rhône en 1960 selon le Groupe Loutres (1981) cité par Libois *et al.* (1982). En Wallonie, les préposés forestiers interrogés par Libois *et al.* en 1982 semblent ne plus avoir observé de loutres après 1955-1965. Dans le même article, Libois propose qu'il ne resterait qu'une vingtaine de loutres sur toute la Wallonie.

La suppression des primes dans les années 1960, et la protection de l'espèce dans les années 1970-80 en Europe, surviennent trop tard pour sauver l'espèce du déclin. Car malgré son nouveau statut d'espèce protégée, la population de loutres en Europe de l'Ouest continue de décroître, si bien que l'IUCN la classe comme « vulnérable (VU) » en 2000 (Reuther, 2000). Il se trouve que la chasse organisée à l'encontre de l'espèce n'est pas la seule responsable de ce déclin. Les différents facteurs sont abordés au point 2.2.6.

Heureusement, des efforts de conservation (réintroductions, limitation des pollutions, protection des zones humides, etc.) ont été réalisés et l'espèce recolonise peu à peu son ancienne aire de distribution. Si bien que l'IUCN la classe « quasi menacée – near threatened (NT) » en 2004 (Loy *et al.*, 2022). Cependant, *L. lutra* n'a pas encore recolonisé l'entièreté de son ancienne aire de distribution et reste rare en Belgique. Elle est peut-être actuellement éteinte au

GDL. L'état actuel des populations de loutres en Belgique, aux Pays-Bas, au GDL, en France et en Allemagne est présenté au point 2.2.7.

Afin d'améliorer le statut de conservation de la loutre, il est nécessaire d'augmenter la superficie de ses habitats, d'augmenter leur qualité, et de les reconnecter afin que les reliquats de populations disséminées dans les différents pays d'Europe de l'Ouest puissent former un noyau populationnel et effectuer des échanges génétiques. Il est donc important de reconnecter les habitats qui lui sont favorables ainsi que d'identifier les zones prioritaires aux actions d'amélioration et de restauration.

1.2. Objectif du TFE

Ce mémoire a pour objectif de contribuer à la conservation de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) en identifiant les régions prioritaires devant faire l'objet d'actions de restauration ou d'amélioration, tout en examinant les relations entre les variables explicatives et la présence de l'espèce. Ces objectifs sont atteints par la création d'un modèle de la favorabilité de l'habitat (Habitat Suitability Model – HSM) pour la loutre en Belgique, France, Pays-Bas, Grand-Duché de Luxembourg et Allemagne.

Un HSM est un modèle statistique de probabilité qui décrit la relation entre la distribution d'une espèce et son environnement en se basant sur les occurrences de l'espèce (présences-absences ou présences uniquement) et sur diverses variables spatiales explicatives (biotiques, abiotiques ou anthropiques) reflétant la variabilité de l'aire d'étude (Guisan *et al.*, 2017 ; Da Re *et al.*, 2023). En croisant ces variables avec les occurrences, le modèle créé donne un potentiel d'accueil, soit une probabilité que l'espèce s'installe, mais sans tenir compte de la connectivité du paysage et des freins à la dispersion.

Selon Guisan *et al.* (2017), un HSM permet de quantifier les niches écologiques d'une espèce et de prédire sa distribution future. Un des objectifs est l'identification des zones ayant des conditions similaires à celles où les loutres se trouvent actuellement. Les habitats qui seront prédis comme favorables indiqueront donc la potentielle distribution de l'espèce dans un futur proche. Identifier ces zones permet d'établir des plans d'actions qui ciblent les régions à prioriser, que ce soit par l'amélioration de certains aspects des régions favorables à la loutre où elle n'est pas encore présente ou par l'augmentation de la favorabilité de régions reliant des

zones favorables. La connectivité du paysage est en effet très importante pour défragmenter les populations de loutres et rétablir les flux génétiques entre elles. D'ailleurs, la Belgique joue un rôle central pour la dispersion des loutres en Europe de l'Ouest car elle se trouve au centre d'un couloir de migration potentiel reliant l'Allemagne et la France (Reuther, 2004).

Concernant les relations entre l'espèce et son environnement, les courbes de réponse de l'espèce aux variables peuvent apporter des éléments nouveaux à propos de l'amplitude écologique de l'espèce. Ainsi, en plus d'identifier les régions prioritaires, le modèle permet de déterminer le type d'action à mettre en place pour rendre l'habitat plus favorable à l'implantation de la loutre. La compréhension de ces variables permet d'identifier les freins à la recolonisation pour ensuite les réduire.

Enfin, la loutre est une espèce parapluie : appuyer son retour et protéger son habitat profitent à un grand nombre d'autres espèces liées aux milieux humides (poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux, mammifères semi-aquatiques, invertébrés, etc.). Comme l'énonce Gérard Schmidt dans Dohet *et al.* (1997) : « Toute action en faveur de la loutre aura un impact favorable sur le milieu aquatique dont la qualité de l'eau et l'ichtyofaune sont des ressources essentielles à la survie de l'homme. »

2. Matériel et méthode

2.1. Aire d'étude

La prise en compte des pays limitrophes de la Belgique permet d'obtenir une vue d'ensemble et de prendre en compte des régions où la loutre est bien implantée, augmentant le nombre d'occurrences. En outre, cette échelle permettrait potentiellement de réaliser une analyse de la connectivité entre les populations des différents pays dans le cadre de travaux futurs, en se basant sur ce modèle. Ainsi, cinq pays ont été sélectionnés : la Belgique, la France, le Grand-Duché de Luxembourg, les Pays-Bas et l'Allemagne.

Afin que l'aire d'étude contienne des régions plus ou moins similaires en termes de variables climatiques, seules les zones biogéographiques continentale et atlantique ont été sélectionnées, écartant les deux zones biogéographiques alpine et méditerranéenne (**Figure 1**). En effet, un modèle construit sur une aire d'étude comprenant une gamme trop large de valeurs climatiques s'ajuste sur cette large gamme et ne capte alors pas les spécificités plus régionales (Oeser *et al.*, 2023). L'inclusion des zones biogéographiques alpine et méditerranéenne amènerait à des prédictions biaisées dans les régions continentale et atlantique.

Étant donné que la faune ne connaît pas les limites administratives, il serait logique d'appliquer un tampon autour de l'aire d'étude (Delangre *et al.*, 2019). Cependant, afin de limiter le nombre de pays pour lesquels recueillir les données des différentes variables explicatives, aucun tampon n'a été effectué autour de l'aire d'étude.

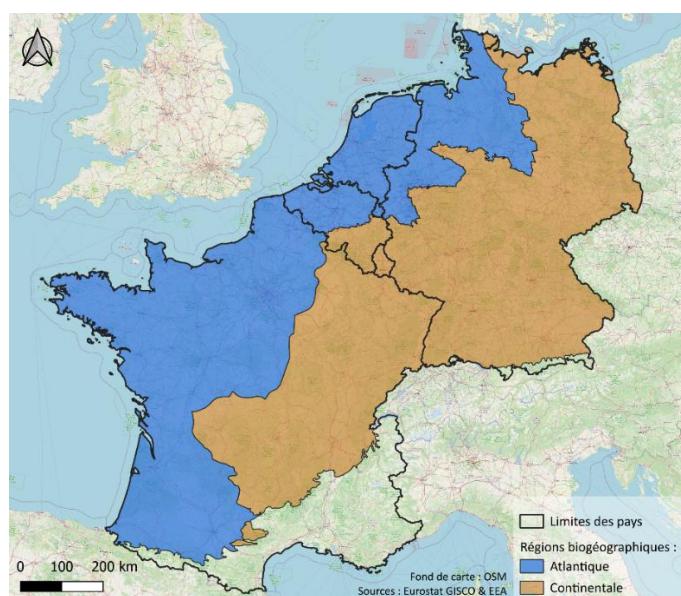


Figure 1. Limites géographiques de l'aire d'étude comprenant deux régions biogéographiques.

2.2. Présentation de l'espèce

2.2.1. Habitat et territoire

La Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) est un mammifère carnivore semi-aquatique appartenant à la famille des Mustélidés et à la sous-famille des *Lutrinae*. Cette sous-famille contient 13 espèces distinctes (Wilson *et al.*, 2005) dont seule l'espèce *L. lutra* se trouve en Europe.

La loutre se retrouve dans tous les types de milieux aquatiques dulçaquicoles : cours d'eau, lacs, étangs, mares, marais, tourbières, bois marécageux, etc. Elle peut également se rencontrer en zone littorale, où il arrive qu'elle se nourrisse en mer, mais elle a besoin d'eau douce pour s'hydrater et se toiletter (Kruuk & Balharry, 1990 cités par Kuhn *et al.*, 2019 ; Libois, 2006 ; Puissauve, 2013).

Le principal critère limitant son implantation dans un milieu est la disponibilité des ressources alimentaires et la quantité de structures pouvant lui servir d'abri (Libois, 2006 ; Kuhn *et al.*, 2019 ; Van Den Berge *et al.*, 2019a). Dès lors, *L. lutra* peut aussi être trouvée en montagne, parfois au-delà de 2.000 m d'altitude (SFEPM, s.d.), et dans les canaux eutrophes des polders qu'on retrouve sur la côte atlantique française par exemple (Libois, 2006). Un certain niveau de dégradation anthropique ne semble pas empêcher son implantation (Puissauve, 2013). Dans les régions où les cours d'eau ne sont pas favorables à l'espèce, la présence d'étangs ou de lacs présentant suffisamment d'abris et de ressources alimentaires peuvent lui suffire (Libois, 2006). Le domaine vital d'une loutre peut donc couvrir des milieux qui ne lui sont pas favorables tant qu'elle peut chasser et s'abriter dans d'autres milieux plus favorables. Les zones favorables à sa survie n'ont donc pas besoin de former un continuum le long des berges, elles peuvent alterner avec des zones moins favorables (Libois, 2006 ; Van Den Berge *et al.*, 2019a).

Il est à noter que les habitats façonnés par le castor peuvent être favorables à la loutre : les barrages créant de plus larges zones humides permettent une plus grande disponibilité en proies (insectes, amphibiens, poissons), et leurs berges peuvent servir d'abri aux loutres (MacDonald *et al.*, 1990 ; van Spronsen, 2020).

La loutre peut parcourir entre une dizaine et une vingtaine de kilomètres en une nuit, ce qui lui permet de rejoindre des milieux favorables plutôt distants les uns des autres (SFEPM, s.d. ; Reuther, 2004 ; Puissauve, 2013 ; Van Den Berge *et al.*, 2019a). De plus, comme l'explique Céline De Caluwé interviewée par Stassart (2021) : « Les loutrons en dispersion peuvent

parcourir jusqu'à 70 kilomètres avant de s'installer à un endroit. » Cela se passe généralement le long des cours d'eau ou dans l'eau, mais la loutre peut également passer par la terre ferme (Puissauve, 2013).

La loutre est une espèce solitaire et territoriale, elle marque son territoire par le dépôt de déjections appelées épreintes (Nederlandt *et al.*, 2011 ; Kuhn *et al.*, 2019). Selon Reuther (2004), la taille du domaine vital d'une loutre dépend de son sexe, de son âge, de sa position sociale, de la saison, des conditions climatiques, de la densité en structures servant d'abris et, principalement, de la quantité de ressources alimentaires disponibles. Le domaine vital peut s'étendre sur moins d'1 km² comme sur plus de 50 km² (Reuther, 2004), avec généralement une moyenne de 10 à 20 km² (Van Den Berge *et al.*, 2019a). Dans les pays de l'Europe de l'Ouest, la moyenne générale est de 20 km linéaires le long des cours d'eau avec un maximum de 40 km pour les mâles (WWF-Belgique, s.d.-b. ; Green *et al.*, 1984 cités par Nederlandt *et al.*, 2011 ; Van Den Berge *et al.*, 2019a). Les domaines vitaux des mâles peuvent chevaucher ceux d'une ou plusieurs femelles (Nederlandt *et al.*, 2011 ; Chanin, 2013 cité par Kuhn *et al.*, 2019).

2.2.2. Abris

En Europe, la loutre est généralement active au crépuscule et durant la nuit (Reuther, 2004 ; Nederlandt *et al.*, 2011). Elle utilise un grand nombre d'abris différents, que ce soit pour la mise bas, l'élevage des jeunes ou le repos diurne ou nocturne. À l'exception de la période durant laquelle les jeunes sont élevés, les loutres n'utilisent généralement pas le même abri plusieurs fois. Elles peuvent en utiliser jusqu'à une cinquantaine de différents sur quelques mois (Reuther, 2004 ; Libois, 2006). Selon Libois (2006), la loutre utilise globalement trois types de couches : celles à l'air libre dans une végétation haute et/ou dense dans les zones où le dérangement est faible, des abris dans des structures diverses telles que terriers d'autres espèces, cavités dans les berges, systèmes racinaires denses, troncs creux, roches, etc. lorsque le dérangement est plus important, et des abris appelés catiches lors de la mise bas et de l'élevage des jeunes. Cela implique que la diversité, tant structurelle que spécifique, de la végétation en bord de cours d'eau est nécessaire à l'installation de loutres.

2.2.3. Alimentation

La loutre se nourrit essentiellement de poissons. Selon la saison et la disponibilité, elle prélève également des crustacés, mollusques, amphibiens, reptiles, oiseaux et petits mammifères. Elle s'adapte aux ressources disponibles et prélève principalement les ressources alimentaires les plus abondantes (Libois *et al.*, 1982 ; Dohet *et al.*, 1997 ; Reuther, 2004 ; Kuhn *et al.*, 2019). L'espèce consomme en moyenne 1 kg à 1,5 kg de nourriture par jour. Selon Libois *et al.* (1982), si l'on considère une densité d'un individu pour 5 km linéaires, le prélèvement annuel s'élèverait à environ 70 kg de poisson par kilomètre de cours d'eau. La biomasse minimale qui supporterait cette quantité de prélèvement sur le long terme serait de 200 kg de poissons/km. Selon Puissauve (2013), le seuil de suffisance alimentaire pour *L. lutra* se situe aux environs de 50 à 100 kg de biomasse piscicole à l'hectare.

2.2.4. Reproduction

Étant solitaires, les mâles et les femelles ne se rencontrent qu'au moment de la reproduction, qui peut avoir lieu à tout moment de l'année (Kuhn *et al.*, 2019). La portée se compose généralement d'un ou deux loutrons. Ces derniers n'apprennent à nager qu'à l'âge de trois mois, ce qui les expose à un risque de noyade en cas de crue ou d'inondation. Leur émancipation survient seulement vers 8-12 mois et leur maturité sexuelle est atteinte vers l'âge de 2-3 ans. Le taux de mortalité des juvéniles est élevé. Dans la nature, les loutres atteignent rarement 10 ans, leur espérance de vie moyenne est d'environ 4-5 ans. Comme l'expliquent Nederlandt *et al.* (2011) et Kuhn *et al.* (2019), le taux d'accroissement des populations de *L. lutra* est assez faible en raison des facteurs précités, ce qui menace la population en cas de perturbations.

2.2.5. Relation avec l'humain et statuts de protection et de conservation

La Loutre d'Europe a subi une intense campagne d'éradication au cours du XX^e siècle. Chassée pour sa fourrure et sa viande, elle était de plus considérée comme une concurrente vidant les cours d'eau de leurs poissons (Schmidt & Adam, 1992). Des primes ont été dispensées pour chaque individu abattu, de 1889 à 1965 en Belgique (Libois *et al.*, 1982) et de 1893 à 1957 au Grand-Duché de Luxembourg (Schmidt & Adam, 1992).

Ce n'est qu'en 1972 que la chasse et le piégeage de la loutre deviennent interdits en France (Kuhn *et al.*, 2019), et en 1973 pour la Belgique (Libois *et al.*, 1982). Au Grand-Duché de Luxembourg, l'espèce est intégralement protégée depuis 1972, tandis qu'elle ne l'est en France que depuis 1981 et depuis 1983 en Belgique (Nederlandt *et al.*, 2011 ; Kuhn *et al.*, 2019). La loutre est protégée depuis 1947 aux Pays-Bas (de Rijk, 2020), et depuis 1985 en Allemagne (BMUV, 2024).

L'espèce est visée par la Directive Habitat-Faune-Flore (Directive 92/43/CEE du Conseil de l'Europe du 21 mai 1992) dans laquelle elle est inscrite aux Annexes II (espèces d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de Zones Spéciales de Conservation) et IV (espèces d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte). Elle apparaît également à l'Annexe II (espèces de faune strictement protégées) de la Convention de Berne (1979).

Lutra lutra a été classée comme espèce « vulnérable (VU) » en 2000 par l'IUCN puis comme « quasi menacée – near threatened (NT) » depuis 2004 (Loy *et al.*, 2022). Régionalement, l'espèce est classée comme « en danger critique – critically endangered (CR) » en Flandre depuis 2014 (Maes *et al.*, 2014), « menacée d'extinction » en 2011 en Rhénanie-du-Nord-Westphalie (Land dans l'ouest de l'Allemagne ; LANUV, 2011), « vulnérable (VU) » en 2020 aux Pays-Bas (van Norren *et al.*, 2020) et « quasi menacée – near threatened (NT) » en 2017 en France (IUCN France, MNHN, SFEPM & ONCFS, 2017). Selon Loy *et al.* (2022), l'espèce est toujours éteinte au GDL. En ce qui concerne la Wallonie, le rapportage wallon sur l'état de conservation des espèces d'intérêt communautaire le plus récent donne une cote « défavorable mauvaise » à la loutre (Direction de la Nature et de l'Eau, 2019).

2.2.6. Facteurs du déclin de la population de loutres

Outre l'élimination directe par la chasse et le piégeage, le déclin des populations de loutres d'Europe a été renforcé par la destruction des milieux humides (assèchement, enrésinement, drainages, bétonisation, etc.), la pollution des cours d'eau, l'artificialisation des cours d'eau et de leurs berges (reprofilage, rectification, curages, canalisations, etc.), l'industrialisation grandissante, la croissance démographique humaine, l'augmentation des sports nautiques et des loisirs en bord de cours d'eau, l'intensification de l'agriculture et le développement du réseau routier (Libois *et al.*, 1982 ; Reuther, 2004 ; Nederlandt *et al.*, 2011 ; Kuhn *et al.*, 2019).

Ces différents facteurs ont généré des conséquences directes sur l'espèce : perte d'habitat, discontinuité des cours d'eau, fragmentation et isolation des populations, suppression de structures pouvant servir d'abris, diminution des ressources alimentaires, reprotoxicité, toxicité mortelle, dérangements anthropiques réguliers et importants, ainsi que collisions routières. Ces dernières sont assez fréquentes à proximité des ponts intersectant les cours d'eau. En effet, la loutre semble préférer passer à pied sec au-dessus du pont que passer en-dessous en nageant (Nederlandt *et al.*, 2011).

Nederlandt *et al.* (2011) notent un facteur supplémentaire : les espèces exotiques envahissantes qui réduisent la diversité en bord de cours d'eau, diminuant par conséquent le potentiel d'abris, et particulièrement en hiver lorsque ces espèces ne proposent plus d'abris et n'ont pas permis l'émergence d'espèces persistantes pendant cette saison.

La loutre étant un prédateur en bout de chaîne alimentaire, elle concentre les polluants dans son organisme. C'est une espèce dite bioaccumulatrice (Dohet *et al.*, 1997). Certains polluants semblent avoir eu un fort impact sur les populations de loutres : les PCBs, les PBDEs, les pesticides tels que le DDT, le lindane, la dieldrine et le HCB, les métaux lourds tels que plomb, cadmium et mercure (Dohet *et al.*, 1997 ; Van Den Berge *et al.*, 2019a). De plus, les hydrocarbures empêchent la bonne isolation du pelage et peuvent mener à une mort par pneumonie ou intoxiquer directement l'animal (Conroy, 1996 cité par Dohet *et al.*, 1997).

2.2.7. Répartition et dynamique des populations

La Loutre d'Europe se rencontre en Europe, en Asie et au nord de l'Afrique. Il se trouve un large corridor en Europe de l'Ouest où la population de loutres est éteinte ou réduite à des subpopulations de petites tailles et isolées (Roos *et al.*, 2015). Celui-ci s'étend de l'est de la France à la moitié de l'Allemagne, et comprend la Belgique, le GDL, le sud des Pays-Bas, la Suisse, l'ouest de l'Autriche et le nord de l'Italie (**Figure 2**). En 2022, Loy *et al.* précisent que la population de loutres s'est développée depuis la France, les Pays-Bas, l'Allemagne, l'Autriche et la Slovénie, faisant revenir l'espèce en Suisse, en Belgique et dans le nord de l'Italie. Néanmoins, l'espèce reste éteinte au GDL, menacée en Italie et rare à très rare en Suisse, Belgique, est de la France et ouest de l'Allemagne.

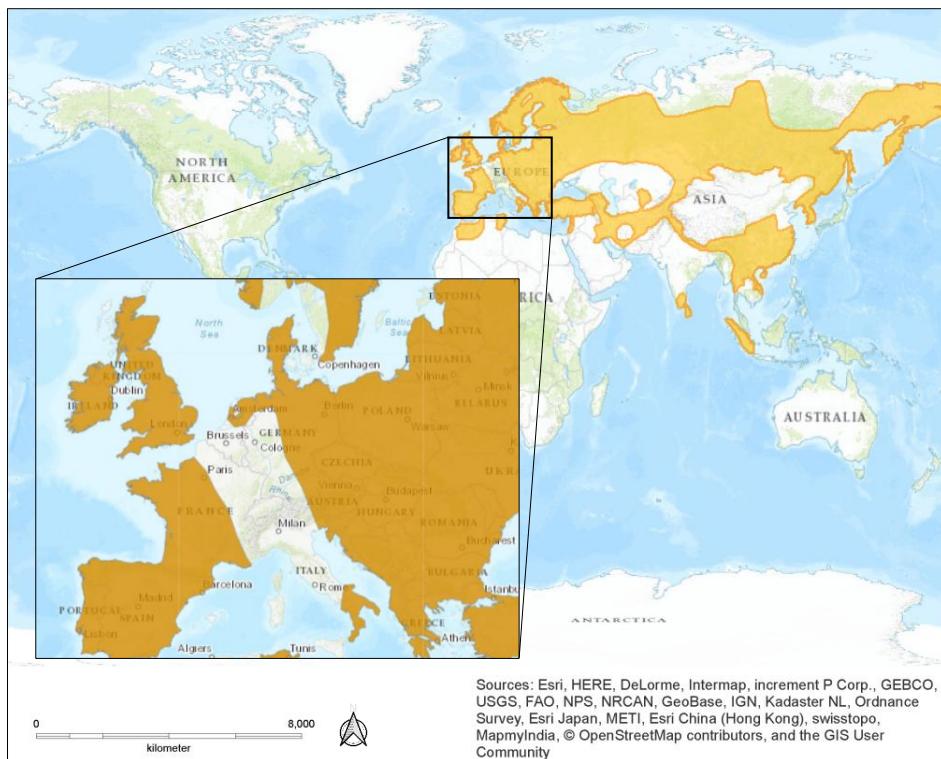


Figure 2. Répartition géographique de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans le monde.
Carte arrangée personnellement, tirée de Roos et al., 2015.

a. Belgique

En Belgique, le nombre exact d'individus est inconnu. Il se situerait entre 5 et 15 en Flandre (WWF-Belgique, s.d.-a. ; Van Den Berge *et al.*, 2019b ; de Sagher, 2021 ; Stassart, 2021). La première preuve concrète et confirmée de la présence d'une loutre en Flandre date de 2012, lorsqu'un individu avait été filmé par piège photographique dans la vallée de l'Escaut, après une trentaine d'années sans aucun indice de présence. Par la suite, d'autres observations ont été effectuées dans les régions de Kruibeke, Oudernaarden, le Moervaart et l'Abeek (WWF-Belgique, 2022a ; **Figure 3**). Céline De Caluwé, interviewée par Stassart (2021), explique que des analyses ADN prouvent que les individus revenus en Flandre étaient issus des populations hollandaises et allemandes.

En Wallonie, l'espèce n'aurait jamais complètement disparu car des indices de présence ont été relevés sur différents bassins hydrographiques wallons (Lesse, Our, Ourthe et Sûre) dans les années 1980 et 1990 selon Libois en 2006 (**Figure 4**). Entre les années 2000 et 2020, toujours en Wallonie, seules 4 observations ont été confirmées : un individu mort près de Vielsalm en 2002, une première empreinte près de la Semois en 2006, une seconde empreinte en province de Namur en 2011, et une photographie en Ardenne en 2020 (Nederlandt *et al.*, 2011 ; Pigneur

et al., 2016 ; Stassart, 2021). Selon la Direction de la Nature et de l'Eau (2019), il y aurait actuellement entre 5 et 20 individus au sud du sillon Sambre-et-Meuse. La même source indique une expansion de l'aire de répartition dans cette région, indiquant une tendance positive pour l'espèce.

Selon le WWF-Belgique (2022b), des analyses d'ADN environnemental ont été effectuées sur 17 secteurs de la Semois afin de détecter la présence de la Loutre d'Europe dans les cours d'eau. Les résultats sont positifs avec certitude pour trois secteurs : les régions de Vresse-sur-Semois, Mortehan et Chiny).

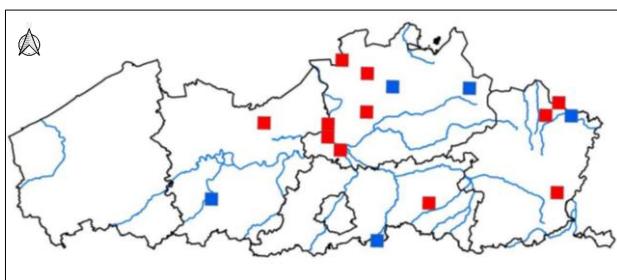


Figure 3. Localisation des observations de loutres en Flandre au cours de la période 2010-2019 selon deux catégories de fiabilité : rouge = certain, bleu = probable. Carte tirée de Van Den Berge et al., 2019.

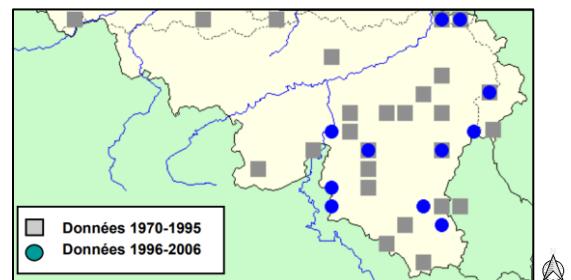


Figure 4. Répartition de la loutre en Région wallonne pour les périodes 1970-1995 et 1996-2006. Carte tirée de Libois, 2006

b. France

Selon Kuhn (2009), l'espèce ne se trouvait plus que le long de la façade atlantique et dans le Massif Central à la fin des années 1980. Durant la décennie suivante, la population progresse en Bretagne et en Loire-Atlantique et une reconnexion apparaît entre les populations du littoral atlantique et du Massif central. Entre 1998 et 2001, six loutres ont été réintroduites en Alsace mais le projet s'est arrêté en raison de doutes sur la compatibilité génétique de ces individus avec les loutres sauvages. Cette petite population étant isolée, une incertitude plane quant à sa survie (Nederlandt et al., 2011). Selon Vincent (2010), il y aurait en France entre 2.000 et 3.000 loutres. La **Figure 5** ci-dessous est tirée de SFEPM (s.d.) et présente la répartition de la Loutre d'Europe en France depuis 1950 jusqu'en 2021 inclus.

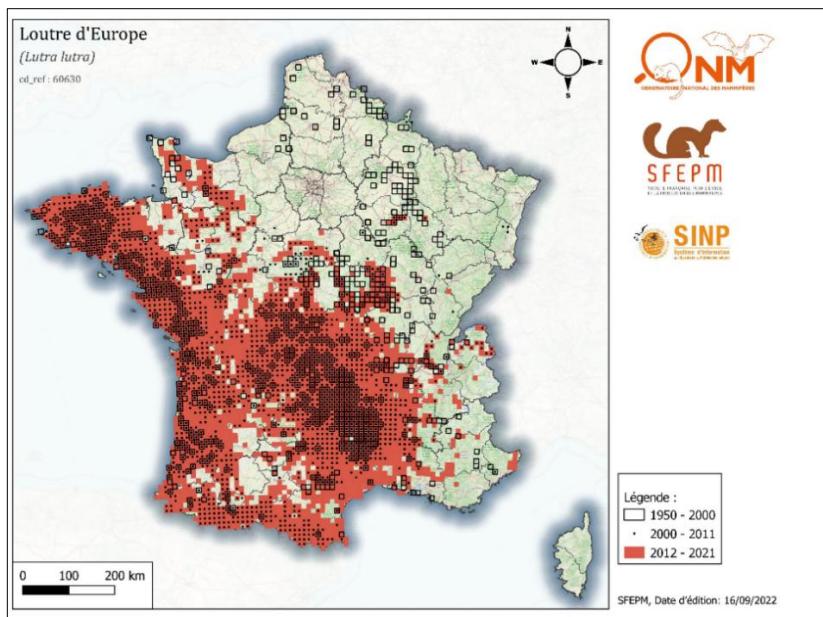


Figure 5. Évolution de la répartition de la Loutre d'Europe en France depuis les premières données en 1950 jusqu'au 2021 inclus, à l'échelle 10 x 10 km. Réalisation : SFEPM, 2022. Image tirée de SFEPM, s.d.

c. Pays-Bas

En 1988, la Loutre d'Europe est officiellement déclarée éteinte aux Pays-Bas (Kuiters *et al.*, 2019), bien que la présence d'individus errants et l'existence de reliquats de la population locale n'ont pas été écartées. En 2002, après 13 ans de préparation durant lesquels de nombreuses mesures ont été mises en place pour favoriser l'installation de l'espèce de manière durable, quinze premières loutres sont relâchées dans le Weerribben-Wieden. Une quinzaine d'autres seront relâchées sur la période 2004-2007 (Kuiters *et al.*, 2019). Début 2019, la population de loutres est estimée à 350 individus, et à 450 individus début 2020 (van Norren & Kuiters, 2021). Les réintroductions menées au début des années 2000 peuvent être qualifiée de succès au regard des effectifs atteignant la limite pour une population viable (van Norren & Kuiters, 2021). Néanmoins, la population présente une forte consanguinité, bien que les individus réintroduits proviennent d'au moins sept pays différents (Kuiters *et al.*, 2019). Ainsi, la population doit encore davantage s'étendre géographiquement afin d'établir des flux génétiques entre populations. La **Figure 6** ci-dessous présente la répartition de la Loutre d'Europe aux Pays-Bas entre 2002 et mi-2020.

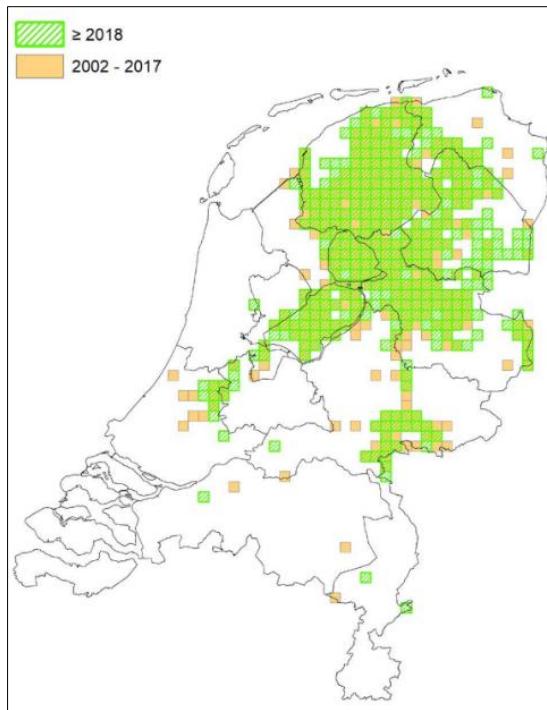


Figure 6. Répartition de la Loutre d'Europe aux Pays-Bas pour la période 2002-mi-2020, par mailles de 5 x 5 km. Image tirée de Dijkstra *et al.*, 2020.

d. Allemagne

Dans les années 1980, l'état des populations de loutres en RDA (est) et en RFA (ouest) était fortement différent. En RDA, se trouvait une population viable dans une aire de répartition plus ou moins connectée, tandis qu'en RFA, il ne restait que quelques populations éparses et partiellement isolées dans le nord-est et le sud-est (Reuther, 2004).

Au début des années 1990, la Loutre d'Europe était considérée comme éteinte dans une grande partie du Schleswig-Holstein (land le plus septentrional). À la fin des années 1990, la loutre y est réapparue, en provenance du Danemark, et s'est davantage répandue dans le Mecklembourg-Poméranie-Occidentale (land au nord-est ; Wasser Otter Mensch, s.d.).

La population s'est rapidement stabilisée dans l'est du pays et colonise actuellement l'ouest. En 2019, une analyse génétique sur des individus dans le sud-ouest de la Basse-Saxe (land au nord-ouest, à la frontière néerlandaise) a révélé que les populations néerlandaises et allemandes se sont rejointes et mélangées (van Norren *et al.*, 2021). La **Figure 7** à la page suivante présente la distribution de la Loutre d'Europe en Allemagne en 2024.

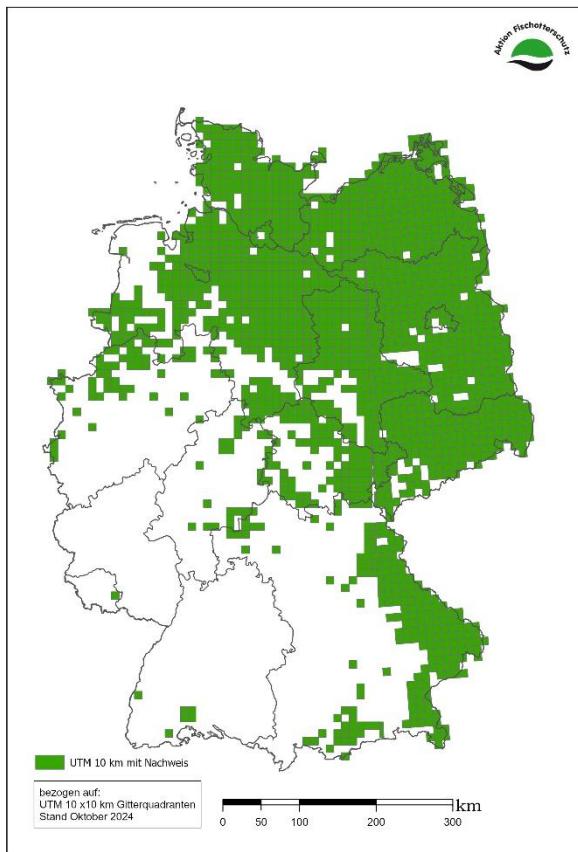


Figure 7. Répartition de la Loutre d'Europe en Allemagne en 2024, par mailles UTM 10 x 10 km.
Image tirée de Aktion Fischotterschutz, 2024. Traduction : Nachweis = preuve [de présence].

e. Grand-Duché de Luxembourg

Dès les années 1960, les indices de présence de loutre commencent à se faire rares. Quelques empreintes sont découvertes dans les années 1980 dans l'ouest du pays, près de la Sûre (Overal, 1989 cité par Schmidt & Adam, 1992). Entre 1990 et 1994, des indices de présence sont relevés sur la Sûre, l'Attert et la Wark (Schmidt & Adam, 1992 ; Dohet *et al.*, 1997 ; **Figure 8**).

À partir des années 2000, plus aucune trace de loutre n'a été trouvée au Luxembourg. Le projet LIFE Loutre (2005-2011) n'a pas pu mettre en évidence la présence de traces de loutre, bien qu'un groupe de suivi « traces » fut mis en place (Gérard Schmidt, communication personnelle, 12 septembre 2024).

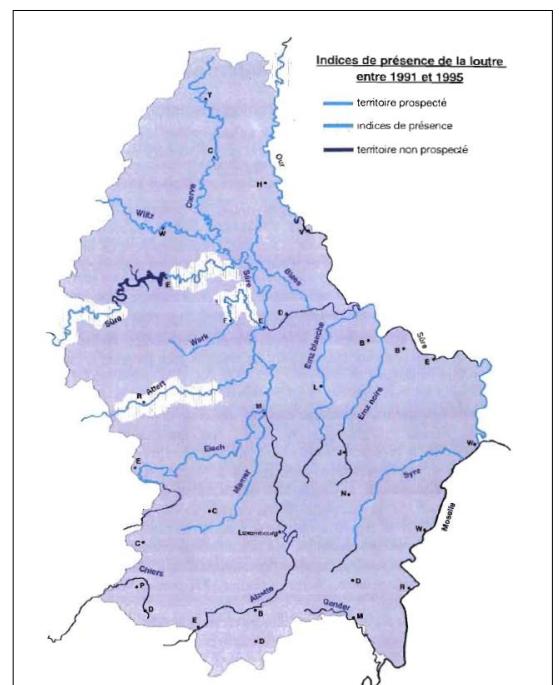


Figure 8. Indices de présence (en blanc hachuré) de la Loutre d'Europe au GDL entre 1991 et 1995.
Image tirée de Dohet *et al.*, 1997.

2.3. Compilation des données d'observation

Seules des données de présence sont utilisées pour réaliser le modèle car les inventaires complets indiquant les absences sont plutôt rares. La plupart des plateformes d'observations naturalistes contiennent surtout des observations opportunistes ou des résultats d'inventaire indiquant uniquement les sites de présence avérée d'une espèce. En effet, l'absence de traces ou d'observations n'est pas forcément une preuve d'absence d'individus.

Dans le cadre de ce travail, les observations attestant d'une présence sont uniquement visuelles, directes (individu vivant ou mort) ou indirectes (piège caméra, empreintes, épreintes). Aucune présence issue d'analyses d'ADN environnemental n'a été prise en compte car elles concernent un tronçon de cours d'eau et ne constituent pas une observation localisée ponctuellement, ce qui n'est donc pas exploitable dans ce cas-ci.

Les données d'observations de loutres utilisées dans ce travail sont issues de deux plateformes :

1) Observations.be / Waarnemingen.be

Il s'agit d'un site Internet géré par Natagora et Natuurpunt dédié aux observations naturalistes. Étant donné que la loutre est une espèce rare en Belgique, ses observations sont obscurcies sur le site. Les données ont donc été reçues sous contrat de confidentialité et concernent les observations de loutres situées en Belgique, entre le 1^{er} mai 1925 et le 1^{er} décembre 2023 (Observations.be, Natagora, Natuurpunt et la Fondation Observation International, 2023). Toutes les observations ont une précision égale ou inférieure à 1.000 mètres.

Un filtre a été appliqué afin de ne garder que les observations postérieures au 1^{er} janvier 2000. Ensuite, de ces données filtrées, uniquement les 350 observations validées par un validateur de la plateforme ont été sélectionnées, supprimant les observations erronées, non évaluables ou en attente de validation.

2) GBIF (Global Biodiversity Information Facility)

Le site du GBIF reprend des données mondiales d'observations librement accessibles et gratuites. Un jeu de données a été téléchargé le 21 août 2024 et reprend les observations de *L. lutra* situées dans les cinq pays de l'aire d'étude depuis le 1^{er} janvier 2000 (GBIF.org, 2024). Sur base de ces données brutes, quatre filtres ont été appliqués pour ne sélectionner que certaines occurrences. Le premier concerne les problèmes soulevés par la plateforme elle-même

lors de la standardisation des données. Cela peut être des erreurs d'arrondi, des inférences pour des champs qui n'auraient pas été remplis par l'observateur, des valeurs suspectes pour certains champs, etc. Seules l'absence de réponse au champ « présent vs absent » et l'absence de coordonnées ont été jugées problématiques et ont entraîné la suppression de quelques observations. Le deuxième filtre concerne le statut de validité des observations, la loutre pouvant facilement être confondue avec d'autres mammifères semi-aquatiques. Des cinq pays, seule la France présentait divers statuts de validation, les quatre autres pays ayant un champ nul. Il a été décidé de faire confiance aux observations de ces quatre pays et d'écartier les observations françaises non validées. Le troisième filtre est un filtre spatial destiné à écarter les occurrences situées dans les régions biogéographiques méditerranéenne et alpine. Enfin, le quatrième et dernier filtre concerne la précision des observations. Seules les observations avec une précision de 1.000 mètres ou moins ont été retenues pour correspondre aux données d'Observations.be. Ce dernier filtre a écarté les occurrences sans valeur de précision, évitant les données trop imprécises, mais supprimant les deux uniques observations de loutre au GDL.

Les deux jeux de données ont été fusionnés et une observation belge supplémentaire issue d'une troisième source a été ajoutée (Corentin Rousseau, communication personnelle, 26 août 2024).

Durant la création du modèle, les occurrences se superposent aux variables explicatives, soulevant la question de la résolution spatiale utilisée. Pour obtenir un équilibre entre précision, temps de traitement et taille des fichiers, la grille sur laquelle se basent les couches raster des variables est composée de 4 millions de mailles de 1x1 km. Afin de limiter l'autocorrélation spatiale et les biais de suréchantillonnage dans une région, qui conduisent à une surestimation des performances du modèle (Préau *et al.*, 2018), une seule occurrence de loutre est conservée par maille de 1x1 km. Le nombre total d'observations de Loutres d'Europe, après application des filtres et sélection par maille, s'élève à 2.490 (**Tableau 1**).

Tableau 1. Nombre final d'observations de Loutres d'Europe retenues par pays.

	Belgique	Allemagne	France	GDL	Pays-Bas	Total
Nombre d'observations	35	471	1.968	0	16	2.490

Les observations ont ensuite été divisées aléatoirement en deux jeux de données, l'un contenant les occurrences qui serviront à l'entraînement du modèle (80%), et l'autre contenant celles qui serviront à la validation du modèle (20%).

2.4. Variables environnementales

L'**Annexe 1** présente un tableau non-exhaustif des variables explicatives rencontrées dans la littérature scientifique lors de la construction d'un modèle de favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe. Les variables ont été classées en différentes catégories en fonction des exigences de l'espèce, à savoir (1) son amplitude écologique, c'est-à-dire ce qui concerne son environnement abiotique, et les multiples types d'habitats, (2) la disponibilité des ressources alimentaires qui constituent le facteur le plus important à considérer pour l'implantation de la loutre, (3) la qualité de l'eau pouvant affecter directement les taux de reproduction et de survie des loutres et de leurs proies, (4) la quantité et qualité des structures pouvant servir d'abris, et (5) la quantité de dérangement anthropique incluant notamment les obstacles aux déplacements de l'espèce et de ses ressources alimentaires.

De nombreuses variables n'ont pas pu être considérées, souvent parce qu'elles n'étaient pas disponibles pour l'ensemble de l'aire d'étude ou n'étaient pas collectées de manière standardisée dans les cinq pays. Ainsi, le **Tableau 2** à la page suivante présente les différentes variables effectivement prises en compte pour construire les modèles. Les variables se concentrent sur l'amplitude écologique de la loutre et le dérangement anthropique, représenté par l'occupation du sol qui reflète une certaine empreinte humaine dans le paysage.

Tableau 2. Liste des 35 variables explicatives obtenues, avant analyse de colinéarité.

Catégories	Variables (s'appliquent par pixels de 1x1 km)	Résolution
Topographie	Source : Digital Elevation Model over Europe (EU-DEM), issu du projet GMES RDA d'Eurostat GISCO (v1, 2013)	
	Altitude	25x25 m
	Données calculées à partir de la source ci-dessus	
	Pente	
	Exposition (sous-secteurs)	25x25 m
Température	Rugosité du terrain (TIR - Terrain Rugosity Index)	
	Source : WorldClim v2.1 (1970-2000)	
	Température annuelle moyenne (=BIO1)	
	Amplitude des températures diurnes moyennes (=BIO2)	
	Isothermie (=BIO3)	
	Saisonnalité des températures (=BIO4)	
	Température maximale du mois le plus chaud (=BIO5)	
	Température minimale du mois le plus froid (=BIO6)	
	Amplitude annuelle de température (=BIO7)	1x1 km
	Température moyenne du trimestre le plus humide (=BIO8)	
	Température moyenne du trimestre le plus sec (=BIO9)	
	Température moyenne du trimestre le plus chaud (=BIO10)	
	Température moyenne du trimestre le plus froid (=BIO11)	
Pluviométrie	Source : WorldClim v2.1 (1970-2000)	
	Précipitations annuelles (=BIO12)	
	Précipitations du mois le plus humide (=BIO13)	
	Précipitations du mois le plus sec (=BIO14)	
	Saisonnalité des précipitations (=BIO15)	
	Précipitations du trimestre le plus humide (=BIO16)	
	Précipitations du trimestre le plus sec (=BIO17)	
	Précipitations du trimestre le plus chaud (=BIO18)	
	Précipitations du trimestre le plus froid (=BIO19)	
	Source : European Ecopatches LifeWatch 2018 (v4.03)	
Occupation du sol	% Forêt feuillue	
	Feuillus (angiospermes), situés dans les forêts ou d'autres utilisations du sol (parcs, vergers, etc.) d'une hauteur supérieure à 3 mètres.	
	% Forêt résineuse	
	Conifères (gymnospermes) situés dans les forêts ou autres utilisations du sol (haies, jardins, etc.) d'une hauteur supérieure à 3 mètres.	
	% Agriculture (champs et prairies de fauche)	
	Terres arables (cultures annuelles et couvert herbacé temporaire).	
	% Pelouses et prés	
	Couverture graminée monospécifique permanente résultant d'utilisations intensives des terres telles que l'agriculture intensive, les jardins, les loisirs, etc.	
	% Milieux ouverts secs	
	Couvert herbacé permanent mélangé à d'autres végétaux non ligneux. Cette classe couvre un grand nombre de points chauds potentiels de biodiversité tels que les landes ou les prairies extensives.	
	% Milieux ouverts humides	
	Couvert herbacé inondé mélangé à d'autres végétaux non ligneux. Cette classe couvre un grand nombre de points chauds potentiels de la biodiversité, tels que les zones humides et les tourbières.	
	% Sol nu	25x25 m à partir de vecteurs
	Sols de roches nues, principalement des carrières en Wallonie.	
	% Sol artificiel, urbanisé	
	Surface du sol recouverte de surfaces imperméables artificielles (par exemple béton ou bitume) et de bâtiments. Cette classe comprend les routes, les parkings, les ponts, les maisons et autres bâtiments.	
	% Sol imperméable	
	Sous-ensemble de la classe « sol artificiel » composé de surfaces artificielles scellées au niveau du sol. Ne comprend pas les constructions humaines.	
	% Arbustes	
	Surface du sol recouverte d'arbres (feuillus et conifères) d'une hauteur inférieure à 3 mètres.	
	% Végétation clairsemée	
	Sols peu couverts de végétation (<15%). Cette classe comprend les coupes à blanc récentes, les petites trouées forestières où le couvert forestier est absent ainsi que la végétation rudérale provenant de zones récemment perturbées ou de plantations d'arbres de Noël.	
	% Surface d'eau	
	Plans d'eau permanents.	

2.4.1. Topographie

a. DEM (Digital Elevation Model) : l'altitude

La variable exprimant l'altitude est issue de quatre tuiles raster de résolution initiale de 25x25 mètres provenant du Digital Elevation Model over Europe (EU-DEM) dont les données ont été financées dans le cadre de l'action préparatoire du GMES RDA 2009 par la Commission européenne - Direction Générale des Entreprises et de l'Industrie (2013). Dans le cadre de ce mémoire, une agrégation par la moyenne a été effectuée afin d'obtenir une résolution d'1x1 km. L'altitude maximale présente au sein de l'aire d'étude est de 1.602 m. La **Figure A1** en **Annexe 2** représente la cartographie de la variable altitude au sein de l'aire d'étude considérée.

b. Pente

La variable exprimant la pente du sol en degrés a été construite sur base du raster de l'EU-DEM de 25x25 m de résolution précité grâce à la fonction « terrain » de la bibliothèque terra 1.7-78 (Hijmans, 2024) en sélectionnant huit cellules voisines. Cette couche cartographique a ensuite été agrégée par la moyenne afin d'obtenir un raster d'1x1 km de résolution. La **Figure A2** en **Annexe 2** représente la cartographie des pentes en degrés au sein de l'aire d'étude.

c. Exposition : sous-secteurs

L'exposition est une variable qui décrit l'orientation d'une pente et qui varie de 0° à 360° , débutant par le nord et croissant dans le sens horloger (Hijmans, 2024). Étant une variable circulaire, son interprétation est plus aisée lorsqu'elle est catégorisée en sous-secteurs : neutre, froid et chaud. Sur base de la deuxième version du Fichier Écologique des Essences (Petit *et al.*, 2017) et des définitions données par Delvaux & Galoux (1962) cités par Wampach *et al.* (2017), les sous-secteurs ont été définis comme suit dans ce mémoire : le sous-secteur neutre correspond aux situations où la pente est inférieure à 10° , le sous-secteur chaud correspond aux situations où la pente est supérieure ou égale à 10° et où l'exposition est comprise entre 140° et 270° , et le sous-secteur froid correspond aux autres situations.

La variable représentant l'exposition du sol a été construite sur base du raster de l'EU-DEM de 25x25 m de résolution précité grâce à la fonction « terrain » de la bibliothèque terra 1.7-78

(Hijmans, 2024) en sélectionnant huit cellules voisines. Les critères de classification ont été appliqués, avant d'agréger les valeurs selon le mode (sélection de la valeur la plus fréquente) afin d'obtenir un raster d'1x1 km de résolution.

Il s'agit de la seule variable qualitative utilisée dans ce travail. La **Figure A3** en **Annexe 2** représente la distribution des trois sous-secteurs au sein de l'aire d'étude.

d. Rugosité du terrain

La rugosité du terrain a été calculée sur base du raster de l'EU-DEM de 25x25 m de résolution précité grâce à la fonction « Index de Rugosité du Terrain (TRI) » de la boîte à outils GDAL (GDAL/OGR contributors, 2024). Le TRI mesure l'hétérogénéité du terrain et est défini comme la différence moyenne entre un pixel central et ses cellules voisines. La couche cartographique a ensuite été agrégée par la moyenne afin d'obtenir un raster d'1x1 km de résolution.

La **Figure A** en **Annexe 2** représente le TRI au sein de l'aire d'étude. La cartographie peut sembler visuellement proche de celle représentant la pente (**Figure A2**), mais les ruptures du relief sont davantage révélées par l'indice de rugosité (Guerreiro, 2021).

2.4.2. Variables bioclimatiques (température et pluviométrie)

Étant donné que la Loutre d'Europe était présente sur la quasi-totalité de l'aire d'étude au XIX^e siècle, les variables bioclimatiques telles que les variations de température et de pluviométrie ne semblent pas les plus importantes pour caractériser la distribution de l'espèce dans cette région. Cependant, les variables bioclimatiques ont pu avoir évolué depuis. De plus, ce n'est pas la modélisation de la niche réalisée de l'espèce qui est recherchée mais bien les habitats ayant des caractéristiques similaires à ceux que la loutre occupe déjà. Les variables bioclimatiques sont donc prises en compte en tant que variables influençant indirectement d'autres facteurs comme la disponibilité des ressources alimentaires, le type de végétation et la qualité et quantité d'abris.

Les 19 variables bioclimatiques disponibles dans la base de données WorldClim 2.1 (1970-2000 ; Fick & Hijmans, 2017) ont été téléchargées dans la résolution spatiale la plus fine

disponible (30 secondes d'arc). Les couches cartographiques ont ensuite été reprojetées et agrégées par interpolation linéaire afin d'obtenir des rasters d'1x1 km de résolution.

Les correspondances entre les 19 variables bioclimatiques et leurs codes sont indiqués plus tôt dans le **Tableau 2**. Les **Figure A5 à A23** en **Annexe 2** présentent les cartographies des 19 variables bioclimatiques au sein de l'aire d'étude.

2.4.3. Occupation du sol (Land cover)

L'étude de Savouré-Soubelet *et al.* (2015), présente différents modèles de favorabilité d'habitat pour la Loutre d'Europe dont le meilleur est expliqué majoritairement par la couverture d'agriculture intensive dans le paysage. La loutre peut en effet présenter des préférences pour certaines classes d'occupation du sol, selon qu'elles soient plus naturelles ou plus anthropisées par exemple. De plus, le type de végétation, et donc la capacité à se dissimuler, peuvent influencer son implantation.

Les 12 variables d'occupation du sol utilisées dans ce mémoire sont représentées par des couches raster d'1x1 km de résolution. Chacune décrit la surface occupée par la classe d'occupation correspondante (**Figure A24 à A35** en **Annexe 2**). Ces données proviennent de la version 4.03 (2018) du jeu de données *Ecopatches* relatif à l'Europe, disponible sur la plateforme LifeWatch (LifeWatch, 2018). La couche cartographique téléchargée se compose de polygones (les écopatches, appelés également écotopes) qui expriment diverses variables dont la densité de surface en pour mille de chaque classe d'occupation au sein du polygone. Ces données ont été rastérisées en résolution de 25x25 m puis agrégées par la moyenne en raster d'1x1 km pour correspondre à la résolution de travail.

À noter qu'un rectangle différencié apparaît au niveau de la Bretagne dans le jeu de données initial.

2.4.4. Analyse de la colinéarité (VIF)

La présence de variables corrélées rend la détermination d'un modèle stable plus compliquée et réduit ses performances (Merow *et al.*, 2013 ; Guisan *et al.*, 2017). Il est donc conseillé d'effectuer une sélection de variables afin de limiter la colinéarité présente dans le modèle.

Plusieurs méthodes existent pour analyser cette colinéarité. Selon Guisan *et al.* (2017), le VIF (Variance Inflation Factor) permet de détecter des structures de corrélation complexes qui ne seraient pas clairement détectées dans une analyse classique par paires de variables. Le VIF évalue l'impact de la multicolinéarité en mesurant l'augmentation de la variance dans une régression due à la colinéarité, par rapport à l'utilisation de variables non corrélées. Il est basé sur le carré des coefficients de corrélation multiple (R^2) résultant de la régression d'une variable prédictive sur toutes les autres variables prédictives. Une valeur de VIF égale à 1 correspond à une absence de corrélation entre la variable et les autres, tandis qu'une valeur de VIF supérieure à 1 indique un certain degré de multicolinéarité.

Le calcul du VIF a été réalisé à l'aide de la fonction « *vifstep* » de la bibliothèque *usdm* 2.1-7 (Naimi *et al.*, 2014) sur le logiciel R 4.4.1 (R Core Team, 2024). La fonction utilise une méthode *stepwise* pour calculer et réduire la colinéarité entre les 35 variables. La méthode a écarté les variables les plus corrélées jusqu'à ce qu'aucune des variables restantes n'aie une valeur de VIF supérieure à 5 (Acharya *et al.*, 2023). Seules 21 variables sont retenues après cette analyse (**Tableau 3**).

2.5. Choix de la méthode : MaxEnt

Il existe différentes méthodologies pour réaliser un HSM. Deux grandes catégories se distinguent par les sources de données utilisées comme variables reflétant les préférences de l'espèce (Loy *et al.*, 2009 ; Guisan *et al.*, 2017 ; Bourdouxhe *et al.*, 2020). Premièrement, on retrouve les modèles basés sur les connaissances d'expert (*expert-based* ou *knowledge-driven*). Ces connaissances sont tirées de la littérature scientifique et l'on y attribue une valeur de favorabilité. Deuxièmement, on retrouve les modèles basés sur une valeur de favorabilité calculée au sein même du modèle en fonction des données de présence (*data-driven*).

Les modèles basés sur les connaissances d'expert ne sont à utiliser que lorsque l'écologie de l'espèce est bien connue et établie (Loy *et al.*, 2009). Bien que les mœurs de la Loutre d'Europe semblent connues, ce mémoire cherche à comprendre et identifier les habitats prioritairement recolonisés par l'espèce dans le contexte de son expansion. Ces habitats semblent multiples et variés, remettant parfois en question les valeurs seuils de favorabilité desdites connaissances d'expert. Par exemple, la présence de loutres dans des cours d'eau pollués en Bretagne (Simonnet, 2006) et en Espagne (Delibes *et al.*, 2009) ainsi que dans des canaux urbains aux

Pays-Bas (Disbergen, 2022) amène la question du seuil de pollution toléré par l'espèce. Il faut cependant faire attention. Titeux *et al.* (2020) rappellent l'importance de la notion de piège écologique (*ecological trap*) : une espèce peut être abondante dans un habitat qui ne lui est pas particulièrement favorable voire qui est de qualité médiocre pour sa survie. Le grand nombre d'occurrences dans l'habitat médiocre induit le modèle en erreur qui fait alors ressortir l'habitat comme favorable. Les auteurs indiquent qu'il est nécessaire de ne pas se baser uniquement sur les HSM pour identifier les zones prioritaires mais qu'il faut tenir compte des taux de croissance de la population étudiée. Les populations de loutres étant généralement en expansion sur l'aire d'étude, ce phénomène peut être considéré comme limité.

En outre, les valeurs présentes dans la littérature scientifique pourraient n'être disponibles que pour une région géographique et un moment donnés, induisant des biais lorsqu'appliquées dans un autre contexte spatio-temporel. Ces valeurs peuvent également varier selon d'autres paramètres qui pourraient différer du contexte dans lequel ces connaissances ont été établies. De plus, les valeurs tirées des connaissances d'expert peuvent ne pas tenir compte de la potentielle corrélation entre les variables.

Pour les raisons précitées, la méthode *data-driven* est utilisée dans ce mémoire. Un certain nombre de méthodes mathématiques et statistiques existent au sein des modèles *data-driven* (Guisan *et al.*, 2017). Chacune présente des spécificités, des avantages et des inconvénients propres, et chacune est employée selon les données dont l'utilisateur dispose et selon les objectifs de l'étude.

Dans ce mémoire, c'est la méthode de *machine learning* MaxEnt (Maximum Entropy ; Phillips *et al.*, 2006) qui a été sélectionnée car :

- (1) elle ne nécessite que des données de présence de l'espèce (Phillips *et al.*, 2006). Les absences utilisées par le modèle sont des pseudo-absences, appelées *background points*, situées où il n'y a pas d'occurrences. Il s'agit d'un avantage non négligeable au vu de l'absence de preuves d'absence dans les bases de données naturalistes ;
- (2) elle peut prendre en considération les variables qualitatives tandis que d'autres méthodes ne peuvent utiliser que des variables quantitatives (Phillips *et al.*, 2006) ;
- (3) elle peut prendre en compte les interactions entre les variables (Phillips *et al.*, 2006), et les courbes de réponse qu'elle calcule prennent en compte la complexité de la réalité grâce

aux classes de caractéristiques (*features classes* ; voir ci-dessous), à l'inverse des GLM qui calculent uniquement des réponses linéaires aux variables (Guisan *et al.*, 2017) ;

(4) sa précision de prédiction dépasse généralement les autres méthodes (Merow *et al.*, 2013 ; Préau *et al.*, 2018).

Selon Guisan *et al.* (2017), MaxEnt utilise les prédicteurs des occurrences et des *background points* pour estimer le rapport $f_1(z)/f(z)$, où $f(z)$ représente l'ensemble des valeurs prises par les variables dans l'aire d'étude et $f_1(z)$ représente ces valeurs lorsque l'espèce est présente. L'algorithme d'optimisation recherche $f_1(z)$ qui minimise la distance par rapport à $f(z)$. En effet, $f(z)$ est ici considéré comme un modèle nul, ou dit de référence, pour $f_1(z)$ car on ne peut pas supposer que l'espèce présente des préférences environnementales spécifiques en l'absence de données d'occurrence. La meilleure prédiction est lorsque l'espèce occupe les conditions environnementales proportionnellement à leur disponibilité dans la région. Dans MaxEnt, cette distance par rapport à $f(z)$ est considérée comme l'entropie relative de $f_1(z)$ par rapport à $f(z)$.

MaxEnt permet d'employer diverses techniques pour modéliser les relations entre $f_1(z)/f(z)$ et les prédicteurs environnementaux. Ces diverses techniques dans MaxEnt sont appelées caractéristiques et se répartissent en six classes (*linear, product, quadratic, hinge, threshold, et categorical*). Elles déterminent l'allure des courbes de réponse de l'espèce aux variables. Par défaut, elles sont toutes utilisées dans l'optimisation du modèle, ce qui mène généralement à un plus grand nombre de caractéristiques que de covariables. Ce déséquilibre peut mener à un surajustement du modèle, c'est-à-dire qu'il s'ajuste (presque) parfaitement aux variations spécifiques des données d'entraînement et n'identifie pas les tendances générales. Pour pallier ce problème, MaxEnt intègre un modèle de maximum de vraisemblance pénalisé dans le but d'équilibrer la complexité du modèle et son ajustement (Guisan *et al.*, 2017 ; Kass *et al.*, 2024). Cette régularisation, qui dépend notamment de la valeur du coefficient de régularisation β , pénalise l'inclusion de paramètres supplémentaires qui amènent peu ou pas de bénéfice pour le modèle (Merow *et al.*, 2013).

2.6. Background points

Les *background points* ou pseudo-absences sont utilisés par l'algorithme pour identifier les localisations où l'espèce est absente, c'est-à-dire où les valeurs des variables correspondent à un habitat non favorable à la loutre (Phillips *et al.*, 2006). Ces points ont été générés aléatoirement au sein de l'aire d'étude au nombre de 2490 afin de respecter un ratio de 1:1 avec les points de présence. Cependant, afin d'éviter que ces points ne se trouvent dans des régions encore non atteintes par l'espèce, ils ont été contraints à l'intérieur d'un tampon fixé à 100 km de tout point de présence, et à l'extérieur d'un tampon de 20 km autour de ces mêmes points de présence pour éviter de se trouver dans un territoire occupé par une loutre. En effet, les performances des HSM se trouvent améliorées par l'exclusion des *background points* des zones de présence historique de l'espèce (Lütfolf *et al.*, 2006). Cependant, un biais non quantifiable persiste dans le cas où ces pseudo-absences se situeraient dans une zone occupée par *L. lutra* mais pour laquelle aucune donnée de présence n'est disponible dans les bases de données consultées.

2.7. Limites de la méthode

Selon Guisan *et al.* (2017) et Da Re *et al.* (2023), l'application correcte d'HSM repose sur trois hypothèses théoriques importantes. La première hypothèse stipule que la relation espèce-environnement doit être considérée comme étant à l'équilibre. Cette hypothèse n'est pas remplie car les populations de Loutres d'Europe sont actuellement en cours d'expansion. Le fait que cette hypothèse ne soit pas remplie implique que (1) le modèle, et les relations identifiées par ce dernier, ne peuvent pas être appliqués dans un autre contexte spatio-temporel et (2) la niche réalisée de l'espèce n'est pas entièrement captée et est donc sous-estimée. Ainsi, les habitats identifiés comme favorables par le modèle ont des caractéristiques similaires aux habitats actuellement occupés et ne correspondent pas à la totalité des habitats que la loutre peut potentiellement occuper. Cependant, comme expliqué au point 2.4.2., ce travail ne cherche pas à évaluer la niche écologique réalisée de l'espèce mais les habitats ayant des caractéristiques similaires à ceux que la loutre occupe déjà.

La deuxième hypothèse stipule que tous les prédicteurs environnementaux importants nécessaires pour saisir la niche souhaitée doivent être pris en compte. Cette hypothèse n'a pas

pu être remplie car diverses variables n'étaient pas disponibles pour l'entièreté de l'aire d'étude (voir point 2.4 et **Annexe 1**). Cela implique que les conclusions triées sur les prédictions du modèle doivent tenir compte de ces omissions. Néanmoins, il a été considéré dans ce mémoire que certaines variables pouvaient agir comme des approximations de facteurs explicatifs (Oliveira *et al.*, 2024).

La troisième hypothèse stipule que les données décrivant la distribution de l'espèce (présences-absences, occurrences simples, fréquences, abondance, etc.) doivent être adaptées à l'objectif visé par le modèle. Par exemple, si le modèle est calibré en prenant en compte des populations-puits, c'est-à-dire dont les taux de mortalité dépassent les taux de fécondité, les prédictions, et donc les choix en matière de conservation, seront biaisés. Cela rejoint la mise en garde de Titeux *et al.* (2020) concernant la notion d'*ecological trap* (point 2.5).

2.8. Entraînement des modèles MaxEnt

La construction et la validation d'HSM présentent deux grands enjeux majeurs : équilibrer la qualité de l'ajustement avec la complexité du modèle, et évaluer les modèles avec des données spatialement indépendantes (Muscarella *et al.*, 2014). Le premier peut être géré en ajustant les paramètres du modèle comme le nombre de classes de caractéristiques utilisées ou la valeur du coefficient de régularisation β . Le second enjeu est influencé par le type de partitionnement des données d'occurrence effectué.

Les modèles MaxEnt ont été réalisés selon les fonctions de deux bibliothèques (*packages*) différentes. La première, dismo (Hijmans *et al.*, 2023), retourne un résultat unique pour les paramètres entrés tandis que la seconde, ENMeval (Kass *et al.*, 2021), permet de faire varier les paramètres (combinaisons de classes de caractéristiques à prendre en compte et valeur du coefficient de régularisation β) facilement et retourne autant de modèles qu'il y a de combinaisons de paramètres. En outre, contrairement à la bibliothèque dismo, ENMeval permet de choisir une méthode spécifique de partitionnement des données pour la validation croisée parmi six.

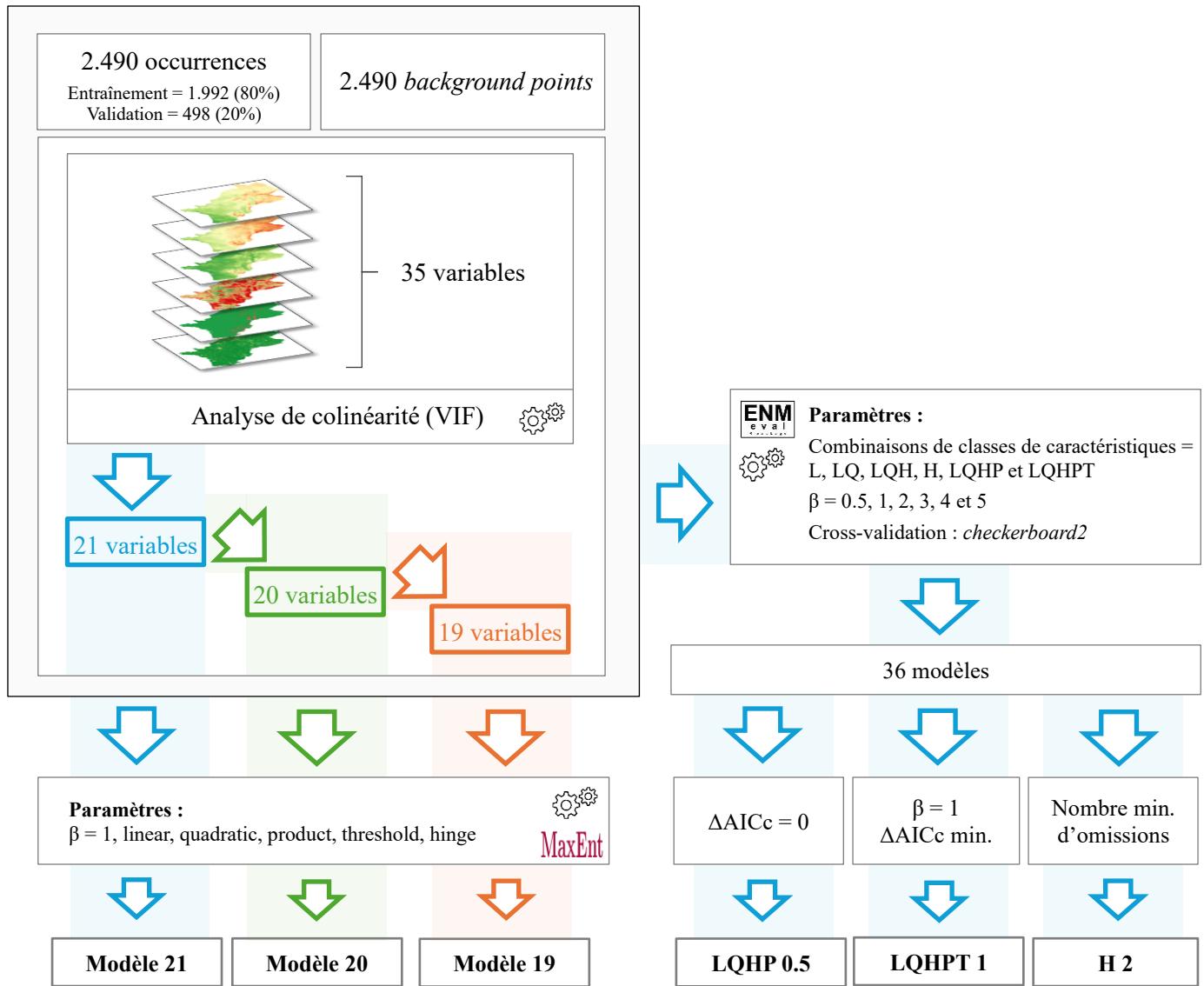


Figure 9. Schéma synthétique des variables et des paramètres d'entrée pour les deux méthodes MaxEnt réalisées menant aux six modèles qui seront comparés.

2.8.1. Bibliothèque dismo

La bibliothèque dismo 1.3-14 (Hijmans *et al.*, 2023) a été utilisée sur le logiciel R 4.4.1 (R Core Team, 2024) pour exécuter les modèles MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) grâce à la fonction « *maxent* ».

Les données d'entrée sont les 2,490 observations séparées en deux jeux de données d'entraînement (80%) et de validation (20%), les 2,490 pseudo-absences et les 21 variables environnementales restantes après l'analyse de colinéarité (Figure 9).

Cinq classes de caractéristiques ont été demandées (*linear, quadratic, product, threshold* et *hinge*) et le coefficient de régularisation β a été fixé à 1. Le nombre d’itérations réalisées s’élève à 500.

Le premier modèle cartographique a été appelé « modèle 21 » et montrait un motif fortement similaire à la variable BIO8 (température moyenne du trimestre le plus humide ; voir **Figure A12 en Annexe 2**). Cette dernière montrant un motif aux délimitations très nettes, il a été décidé de tester sa suppression. Un second modèle, appelé « modèle 20 », a alors été entraîné dans les mêmes conditions que le premier, à l’exception du retrait de la variable BIO8. Ce deuxième modèle présentait également un motif singulier bien délimité. Afin d’évaluer l’effet de la suppression d’une seconde variable au motif similaire, un troisième modèle, appelé « modèle 19 », a été entraîné dans les mêmes conditions que le second, à l’exception du retrait de BIO15 (saisonnalité des précipitations ; voir **Figure A19 en Annexe 2**).

2.8.2. Bibliothèque ENMeval

La version 2.0.4 d’ENMeval (Kass *et al.*, 2021) a été utilisée sur le logiciel R 4.4.1 (R Core Team, 2024) pour construire 36 modèles différents avec la fonction « ENMevaluate » utilisant l’algorithme « maxnet ». Les mêmes occurrences d’entraînement et de validation qu’utilisées par la bibliothèque dismo ont été entrées, de même que les 2.490 *background points* et les mêmes 21 variables. Les six combinaisons de classes de caractéristiques sélectionnées sont : L, LQ, LQH, H, LQHP et LQHPT avec L=linear, Q=quadratic, P=product, T=threshold, et H=hinge. Les six multiplicateurs de régularisation β à tester pour chacune des six combinaisons précédentes sont 0,5, 1, 2, 3, 4 et 5. Le nom de chaque modèle correspond aux lettres des combinaisons de classes suivies de la valeur du β . À noter que le modèle LQHPT 1 correspond aux paramètres du modèle 21 de dismo, à l’exception qu’une validation croisée par la méthode *checkerboard2* a été demandée pour les trois modèles ENMeval afin d’améliorer l’ajustement des modèles.

Cette méthode de validation croisée est une méthode de partitionnement des données « structurées géographiquement masquées ». Elle permet de réduire l’autocorrélation spatiale entre les occurrences lors du partitionnement. La méthode *checkerboard2* génère des grilles en damier sur l’aire d’étude qui divisent les occurrences de l’espèce en quatre bacs, correspondant chacun à une couleur différente sur la **Figure 10** ci-dessous. L’aire d’étude est subdivisée de

manière égale et constante mais le nombre d'occurrences par bac n'est pas constant (Muscarella *et al.*, 2014). Quatre modèles sont exécutés de manière itérative en utilisant alternativement trois compartiments pour l'entraînement et le quatrième pour les tests. Les mesures d'évaluation sont ensuite résumées sur les 4 itérations, pour chacun des 36 modèles créés.

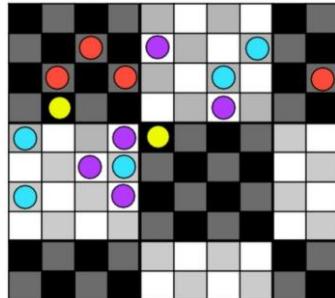


Figure 10. Exemple schématisé du partitionnement en damier selon checkerboard2. Chaque couleur correspond à un bac différent. Image tirée de Muscarella et al., 2014.

2.8.2.1. Sélection de modèles ENMeval

Afin d'effectuer une comparaison aisée avec les modèles construits par la bibliothèque dismo, une sélection de 3 modèles parmi les 36 a été réalisée. La première sélection concerne le modèle ayant l'AICc le plus faible ($\Delta\text{AICc} = 0$; expliqué au point suivant). C'est le modèle LQHP 0.5. La seconde sélection vise à retenir un modèle qui soit moins complexe et qui ait moins de risque d'être surajusté que le premier. Le modèle retenu est celui ayant l'AICc le plus faible parmi les modèles ayant un coefficient de régression β de 1. Il s'agit du modèle LQHPT 1. La troisième sélection utilise une autre approche. Dans le cadre de la conservation d'espèces rares et de la gestion de leurs habitats, maximiser la couverture favorable de l'aire d'étude est intéressant pour inclure le plus grand nombre d'habitats potentiels (Liu *et al.*, 2013). La troisième sélection porte donc sur le taux d'omission minimal calculé en utilisant un seuil de 10%. Afin de départager les modèles qui auraient le même taux d'omission minimal, celui ayant la plus grande valeur d'AUC a été sélectionné. C'est le modèle H 2 qui a été retenu.

2.9. Évaluation de la qualité des modèles

Selon Merow *et al.* (2013), l'analyse de la qualité d'un modèle repose sur sa capacité à réaliser des prédictions le plus précisément et le plus exactement possible, selon une validation indépendante ou croisée. Les six modèles ont été évalués selon une validation indépendante, en utilisant les 498 occurrences de validation. Cependant, la validation croisée n'a été effectuée que pour les trois modèles issus d'ENMeval. Différentes métriques ont été calculées afin d'évaluer la qualité et les performances des six modèles retenus.

Selon Guisan *et al.* (2017), l'application de métriques d'évaluation à des modèles utilisant uniquement des présences demande d'être davantage critique. De fait, les métriques ne fournissent que des valeurs d'évaluation relatives car les pseudo-absences peuvent être générées de différentes manières, en nombres variables et avec des pondérations différentes. Cela signifie que les comparaisons ne peuvent être faites qu'entre modèles appliqués à une même espèce et utilisant les mêmes localisations de pseudo-absence, ce qui est le cas dans ce mémoire.

a. Aire sous la courbe ROC (AUC)

L'aire sous la courbe ROC (Receiver Operating Characteristic), appelée AUC, est une métrique de discrimination couramment utilisée pour évaluer les HSM (Guisan *et al.*, 2017). La discrimination est définie comme « la capacité à distinguer les sites occupés des sites non occupés » selon Guisan *et al.* (2017). L'AUC indique la performance d'un modèle de classification binaire en traçant le taux de vrais positifs contre le taux de faux positifs à différents seuils de classification. Une prédiction aléatoire donne une valeur d'AUC égale à 0,5. Plus la valeur se rapproche de 1, plus le modèle présente une meilleure performance qu'une prédiction aléatoire. Les prédictions sont considérées comme excellentes si l'AUC se situe entre 0,9 et 1, bonnes entre 0,8 et 0,9, correctes entre 0,7 et 0,8, et pauvres en-deçà de 0,7 (Préau *et al.*, 2018). Il est important de noter que les mesures de discrimination ne peuvent être que partielles en l'absence de vraies absences (Guisan *et al.*, 2017). De plus, les mesures de l'AUC dépendent de la zone de calibration et se basent sur le classement de la sensibilité (capacité du modèle à identifier correctement les présences) et de la spécificité (capacité du modèle à identifier correctement les absences) à travers les seuils, négligeant les valeurs de probabilité réelles fournies par le modèle (Fourcade *et al.*, 2018).

Les valeurs d'AUC sont également utiles pour identifier un potentiel surajustement, bien que le coefficient de régularisation β a pour but de réduire ce phénomène. La validation croisée en damier permet d'obtenir quatre valeurs d'AUC pour chacun des modèles issus d'ENMeval. La stabilité de ces quatre AUC, mesurée par leur écart-type, indique la robustesse du modèle. Si l'écart-type est faible, le modèle s'applique correctement à des données nouvelles et arrive donc à généraliser les prédictions.

b. Critère d'Information d'Akaike corrigé (AICc)

Le Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petites tailles d'échantillons (AICc) est une métrique dépendant de la qualité de l'ajustement du modèle et de sa complexité (Muscarella *et al.*, 2014). Cette métrique est relative et ne peut donc être comparée qu'entre modèles ayant une structure similaire et calculés à partir du même ensemble de données. Le modèle ayant l'AICc minimal est considéré comme le meilleur et le plus parcimonieux (c'est-à-dire avec le plus petit nombre de paramètres) parmi l'ensemble des modèles comparés (Crowley *et al.*, 2012). La valeur ΔAICc d'un modèle est la différence entre l'AICc de ce modèle et l'AICc minimal du jeu de modèles comparés. Un modèle avec un $\Delta\text{AICc} < 2$ est considéré comme équivalent au modèle avec la valeur minimum (Muscarella *et al.*, 2014). Lorsque des modèles ont des valeurs ΔAICc presque équivalentes, il est intéressant de sélectionner le modèle le plus parcimonieux (Crowley *et al.*, 2012).

c. Continuous Boyce Index (CBI)

Selon Manzoor *et al.* (2018), le Continuous Boyce Index (CBI) est l'une des métriques les plus adéquates pour évaluer la qualité des prédictions d'un HSM basé uniquement sur des présences. L'indice évalue à quel point les prédictions de distribution d'un modèle correspondent à la distribution réelle des occurrences observées, en estimant si les zones prédites comme étant les plus favorables pour la présence de l'espèce correspondent bien aux zones où l'espèce a été observée. Un modèle permettant de prédire correctement la répartition d'une espèce devrait prévoir un grand nombre de présences dans les plages de favorabilité élevées et de moins en moins de présences à mesure que les valeurs de favorabilité diminuent (Guisan *et al.*, 2017).

Selon Manzoor *et al.* (2018), la cartographie présentant la favorabilité de l'habitat selon une échelle continue est reclassée en i classes. Pour chaque classe, les fréquences prévues (P) et

attendues (E) sont calculées ainsi : P est le rapport entre le nombre de points d'occurrences dans la classe et le nombre total de points d'occurrences, et E est le rapport entre le nombre de pixels dans la classe et le nombre total de pixels au sein de l'aire d'étude. Un coefficient de corrélation de rang de Spearman ρ évalue si le ratio P/E de chaque classe augmente significativement à mesure que la valeur de favorabilité augmente. Un bon modèle devrait présenter une relation monotone entre la favorabilité moyenne d'une classe et le ratio P/E car on s'attend à davantage d'occurrences prédictes lorsque la favorabilité moyenne augmente.

Le CBI varie entre -1 et 1, avec des valeurs tendant vers 1 indiquant des prédictions bonnes à parfaites concordant avec les observations réelles, des valeurs autour de 0 indiquant des prédictions similaires à un modèle aléatoire, et des valeurs tendant vers -1 indiquant des contre-prédictions (Guisan *et al.*, 2017 ; Manzoor *et al.*, 2018). Enfin, le CBI a l'avantage de ne pas dépendre d'un seuil de favorabilité.

d. Matrice de confusion & True Skill Statistic (TSS)

La matrice de confusion, et les métriques qui en dérivent, permettent d'évaluer la performance d'un modèle de classification binaire. Les nombres de présences observées et de pseudo-absences retenues sont classés dans la matrice selon qu'ils aient été prédits comme présents ou absents par le modèle, donnant lieu à quatre catégories : vrais positifs, vrais négatifs, faux positifs et faux négatifs. Cela nécessite qu'un seuil soit fixé afin de répartir les probabilités de favorabilité en classification binaire (présent/absent). Le seuil sélectionné est généralement celui qui minimise les taux d'omission (faux négatifs) et de commission (faux positifs), soit celui qui maximise la somme de la sensibilité et de la spécificité (mSSS ; Liu *et al.*, 2013 ; Guisan *et al.*, 2017 ; Titeux *et al.*, 2020). La sensibilité mesure la capacité du modèle à identifier correctement les cas positifs (les présences). La spécificité mesure la capacité du modèle à identifier correctement les cas négatifs (les absences).

La valeur du True Skill Statistic (TSS) correspond à la somme de la spécificité et de la sensibilité diminuée d'une unité. Sa valeur varie entre -1 et 1, pour laquelle la précision et l'exactitude du modèle sont considérées mauvaises entre -1 et 0,4, correctes entre 0,4 et 0,5, bonnes entre 0,5 et 0,7, très bonnes entre 0,7 et 0,85, excellentes entre 0,85 et 0,9, et (presque) parfaites entre 0,9 et 1 (Préau *et al.*, 2018).

Deux autres métriques sont dérivées de la matrice de confusion : la précision qui mesure le taux de vrais positifs parmi les prédictions positives, et la valeur prédictive négative (NPV) qui mesure le taux de vrais négatifs parmi les prédictions négatives.

e. Courbes de réponse et contribution des variables au modèle

Les courbes de réponse présentent la relation entre la valeur de favorabilité de l'habitat et les valeurs prises par chacune des variables. L'allure de ces courbes dépend des classes de caractéristiques prises en compte par le modèle. Les relations seront analysées en faisant le lien entre les variables et la distribution des occurrences au sein de l'aire d'étude. Aucune cartographie n'est réalisée pour cette analyse afin de respecter la confidentialité des données d'occurrences.

Les modèles attribuent un poids aux variables, en fonction de la part expliquée par ces dernières. L'analyse des courbes de réponse et des parts expliquées contribue à comprendre l'écologie de l'espèce et permet de vérifier que les modèles présentent des relations écologiquement cohérentes.

3. Résultats

3.1. Analyse de la colinéarité (VIF)

Tableau 3. Valeurs du VIF pour les 21 variables retenues par l'analyse de colinéarité (VIF < 5).

Variables	VIF	Variables	VIF
LC Sol nu	1,035	Précipitations du trimestre le plus chaud (=BIO18)	2,145
LC Végétation clairsemée	1,041	Altitude	3,082
LC Milieux ouverts humides	1,052	LC Sol artificiel, urbanisé	3,242
LC Eau	1,088	Rugosité (TIR)	3,246
LC Milieux ouverts secs	1,102	LC Sol imperméable	3,511
LC Arbustes	1,115	Température moyenne du trimestre le plus chaud (=BIO10)	3,825
LC Pelouses et prés	1,279	Température moyenne du trimestre le plus sec (=BIO9)	3,922
Saisonnalité des précipitations (=BIO15)	1,361	Isothermie (=BIO3)	4,152
LC Forêt résineuse	1,518	Saisonnalité des températures (=BIO4)	4,262
LC Forêt feuillue	1,582		
Exposition (sous-secteurs)	1,848		
Température moyenne du trimestre le plus humide (=BIO8)	1,882		

Le **Tableau 3** ci-dessous présente les valeurs du VIF pour les 21 variables retenues après l'analyse de colinéarité. Parmi les quatre variables topographiques, seule la pente n'a pas été retenue. Sur les 19 variables bioclimatiques, 7 ont été retenues. L'unique classe d'occupation du sol écartée est l'agriculture.

3.2. Comparaison des AICc des 36 modèles d'ENMeval

La **Figure 11** ci-dessous présente les valeurs de $\Delta AICc$ pour les 36 modèles entraînés par la bibliothèque ENMeval.

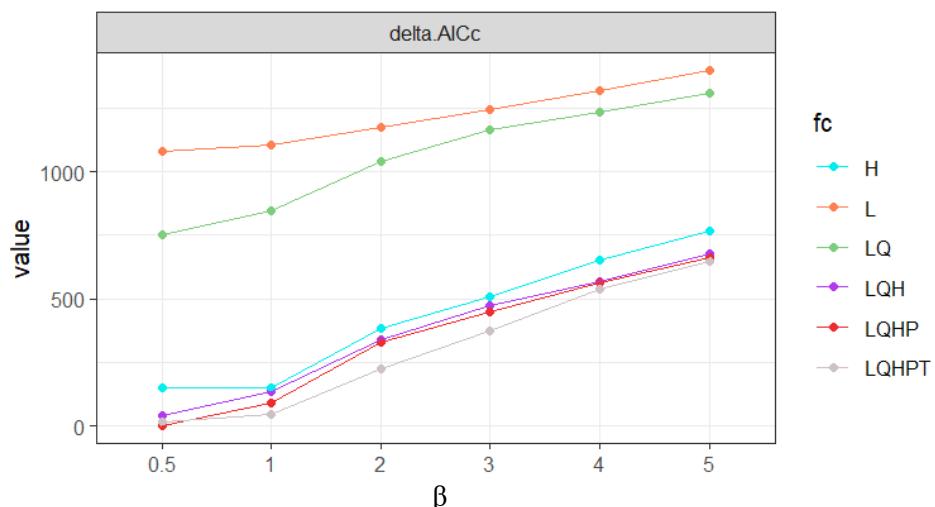


Figure 11. Graphique des valeurs de $\Delta AICc$ ($AICc - AICc \min$) pour les 36 modèles entraînés par ENMeval.

3.3. Cartes présentant la favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe

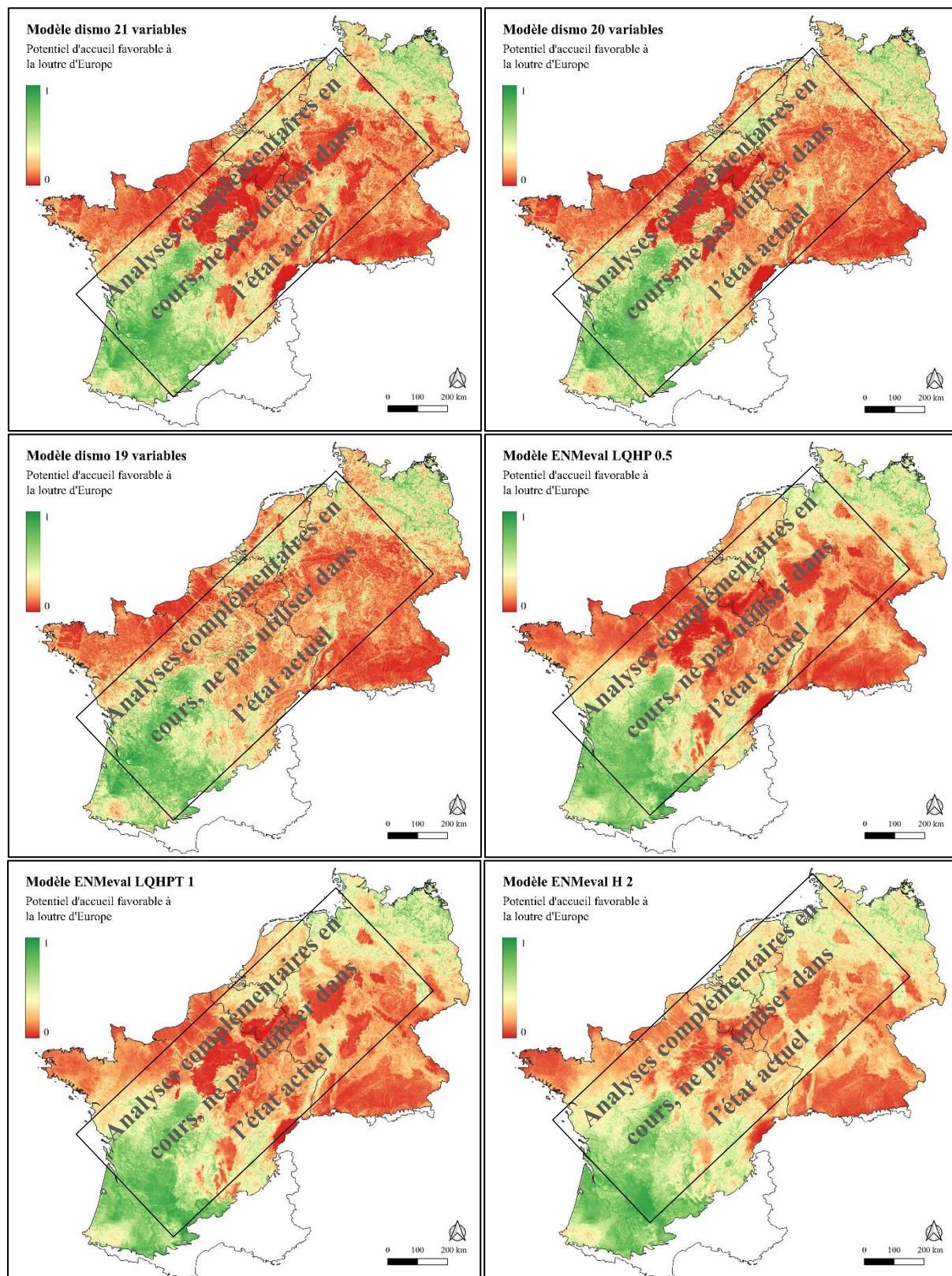


Figure 12. Cartographies prédictives de la favorabilité de l'habitat pour la Loutre d'Europe pour les six modèles retenus. Le seuil (jaune pâle) est situé à la valeur du mSSS.

3.4. Cartes de prédition binaire de la distribution de la Loutre d'Europe

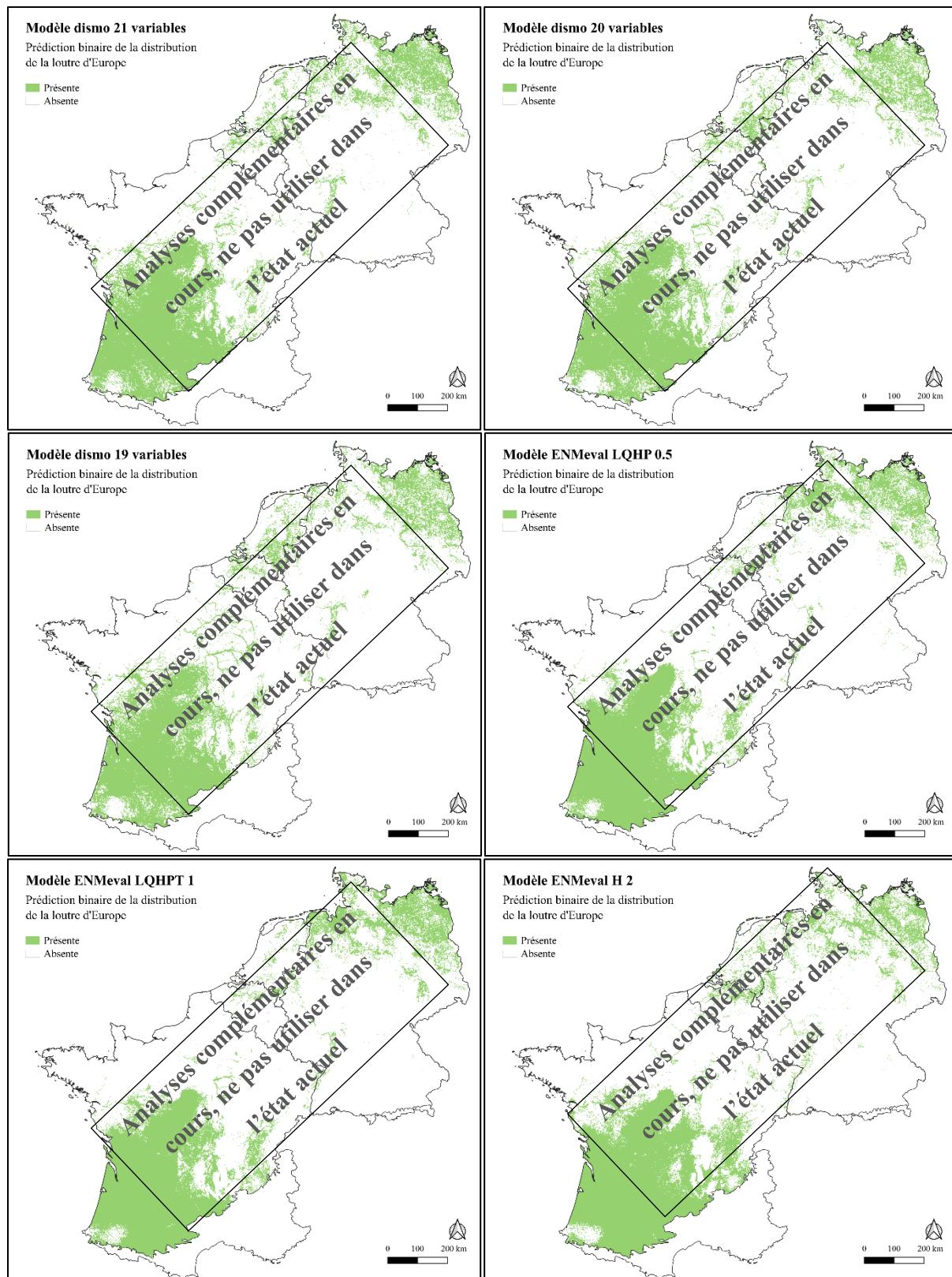


Figure 13. Cartographies de prédition binaire (présente/absente) pour les six modèles retenus.
Le seuil de classification correspond au mSSS.

La **Figure 12** ci-dessus représente les six modèles de favorabilité de l'habitat réalisés pour la Loutre d'Europe. La répartition des couleurs est basée sur le seuil mSSS qui optimisait la catégorisation entre zones favorables et défavorables. La **Figure 13** ci-dessus représente les mêmes six modèles selon une classification binaire basée sur le seuil mSSS.

3.5. Fréquences des valeurs de favorabilité

La **Figure 14** ci-dessous représente les fréquences des valeurs de favorabilité de l'habitat des six modèles.

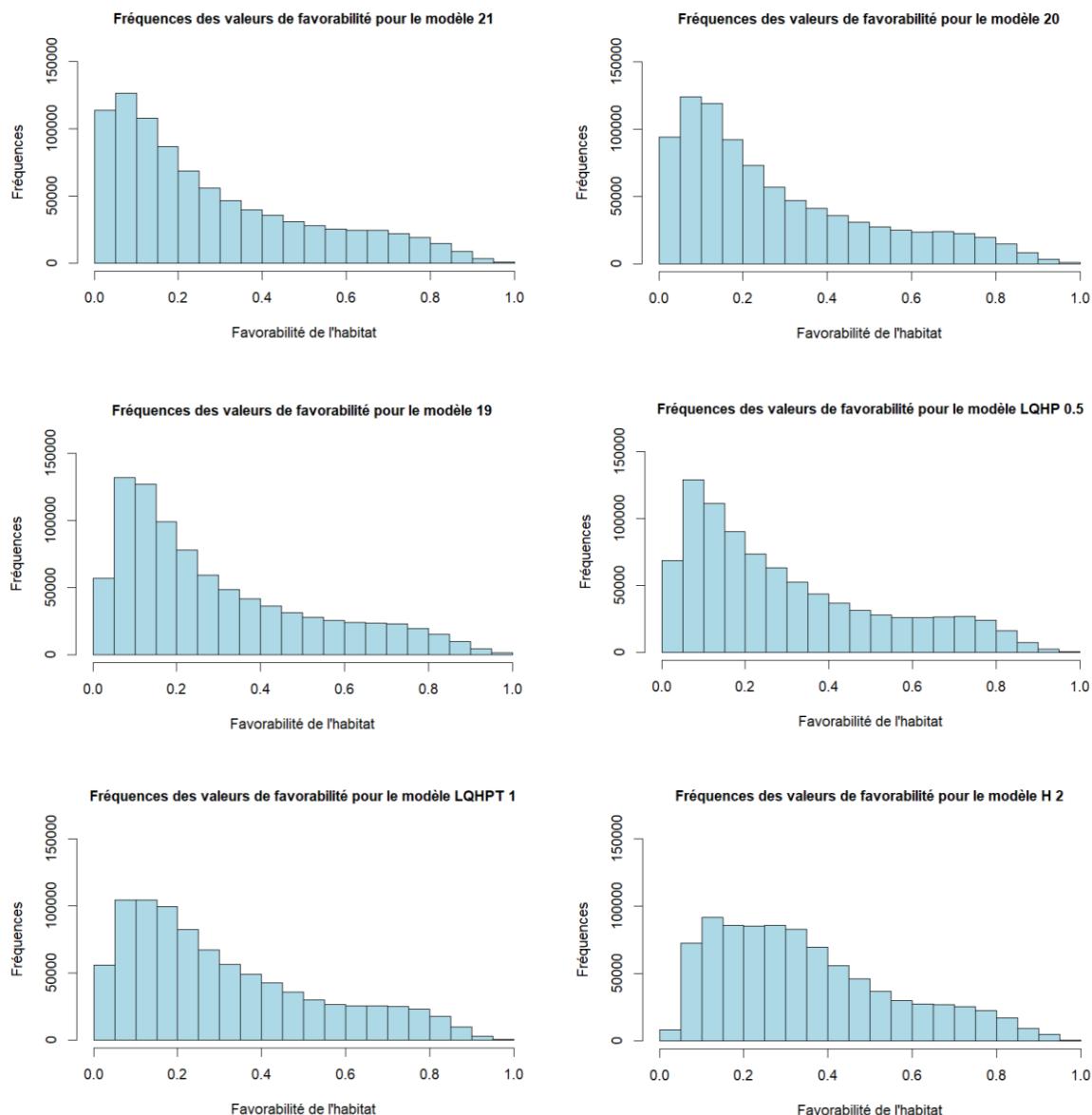


Figure 14. Histogrammes représentant les fréquences des valeurs de favorabilité de l'habitat pour les six modèles.

3.6. Valeurs des métriques d'évaluation

Le **Tableau 4** ci-dessous présente les dix métriques calculées pour les six modèles retenus.

Tableau 4. Valeurs des 10 métriques d'évaluation et le nombre de coefficients des six modèles retenus.

	Modèle 21	Modèle 20	Modèle 19	LQHP 0.5	LQHPT 1	H 2
AUC_{test}	0,950	0,946	0,944	0,948	0,946	0,933
AUC écart-type	/	/	/	0,0057	0,0078	0,0055
AICc	64.451	64.470	64.597	51.314	51.361	51.699
CBI	0,967	0,977	0,979	0,967	0,953	0,931
mSSS	0,384	0,402	0,405	0,422	0,424	0,435
TSS	0,790	0,757	0,761	0,785	0,787	0,736
Sensibilité	0,902	0,869	0,880	0,878	0,886	0,876
Spécificité	0,888	0,888	0,882	0,907	0,901	0,860
Précision	0,618	0,607	0,598	0,654	0,642	0,556
Surface favorable	28%	26%	27%	26,5%	27,5%	30%
Nombre de coeff	139	123	103	147	114	90

3.7. Courbes de réponses pour chacune des 21 variables

Selon le fichier associé aux résultats MaxEnt, chacune des courbes de la **Figure 15** représente un modèle différent, à savoir un modèle Maxent créé en utilisant uniquement la variable correspondante. Ces courbes montrent comment la valeur prédictive de favorabilité dépend de la variable sélectionnée et des interactions causées par les corrélations entre cette variable et les autres variables. Les **Figure 16**, **Figure 17** et **Figure 18** représentent les courbes de réponse pour les modèles LQHP 0.5, LQHPT 1 et H2 respectivement.

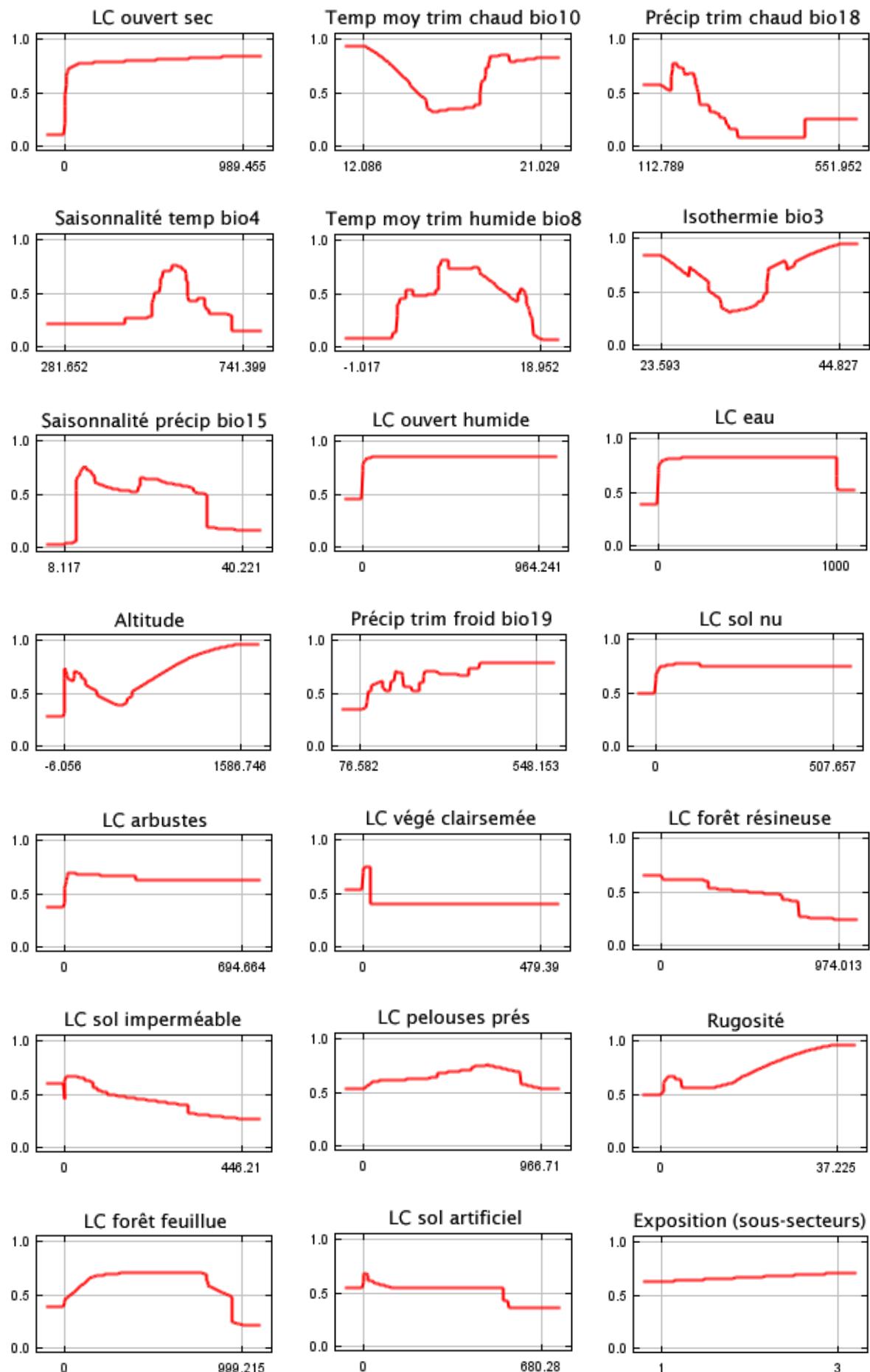


Figure 15. Les 21 courbes de réponses du modèle 21 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables. Les relations sont les mêmes pour les modèles 20 et 19.

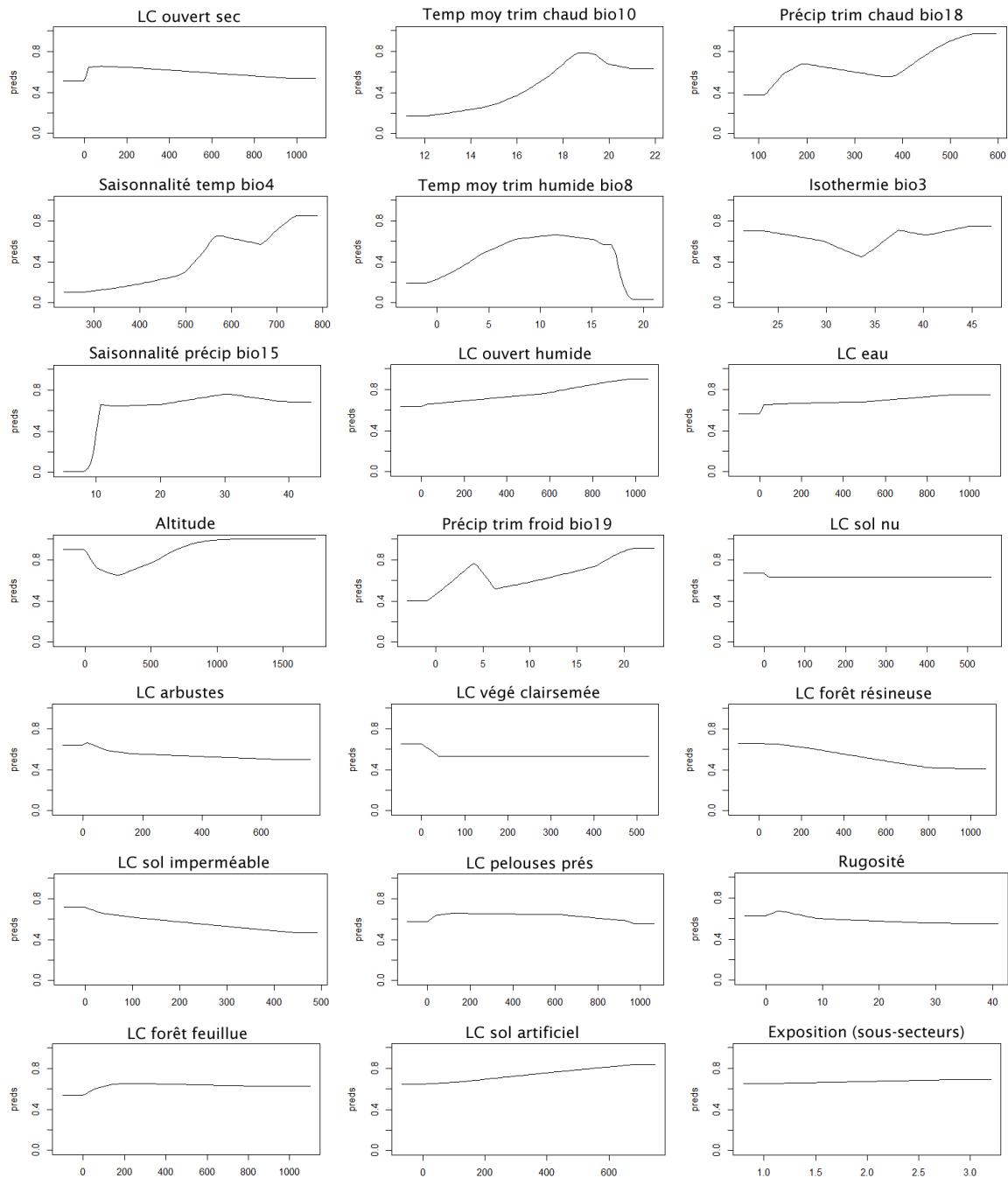


Figure 16. Les 21 courbes de réponses du modèle LQHP 0.5 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.

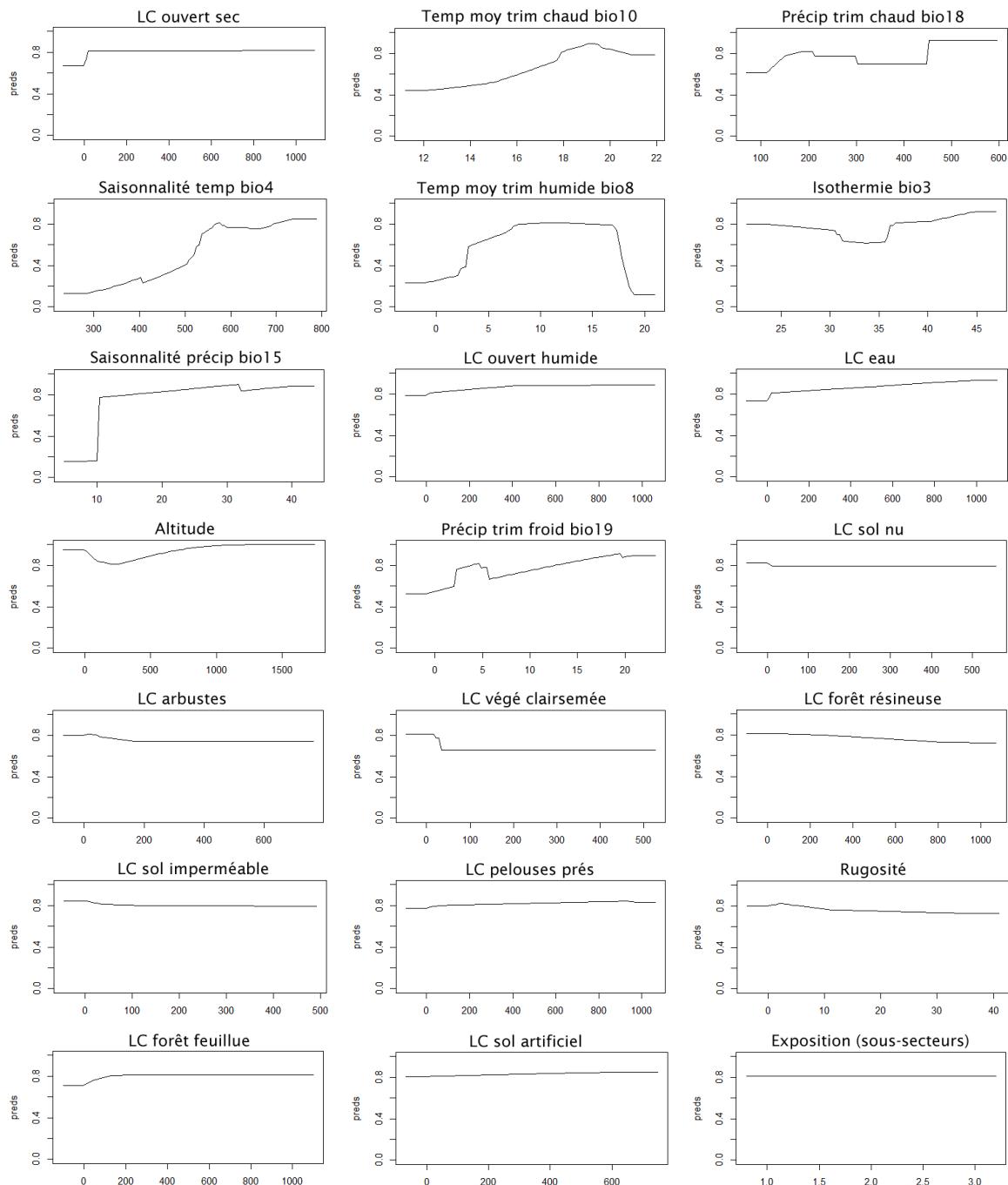


Figure 17. Les 21 courbes de réponses du modèle LQHPT 1 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.

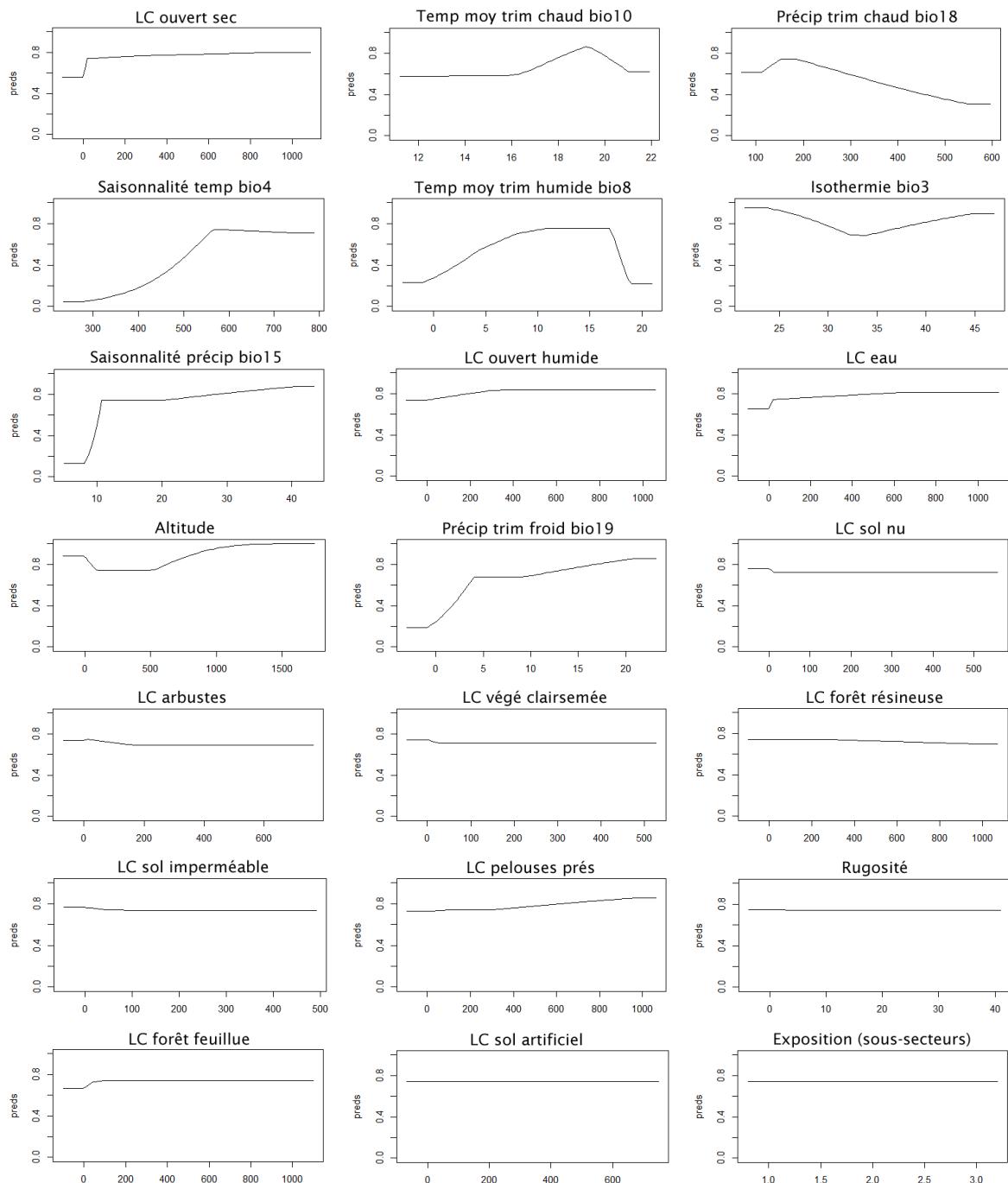


Figure 18. Les 21 courbes de réponses du modèle H 2 représentant la relation entre la favorabilité de l'habitat et chacune des variables.

3.8. Contribution des variables aux modèles

Les **Figure 19**, **Figure 20** et **Figure 21** ci-dessous représentent les contributions, en pourcentage, des variables des modèles 21, 20 et 19 respectivement. Les contributions des trois modèles issus d'ENMeval sont absentes.

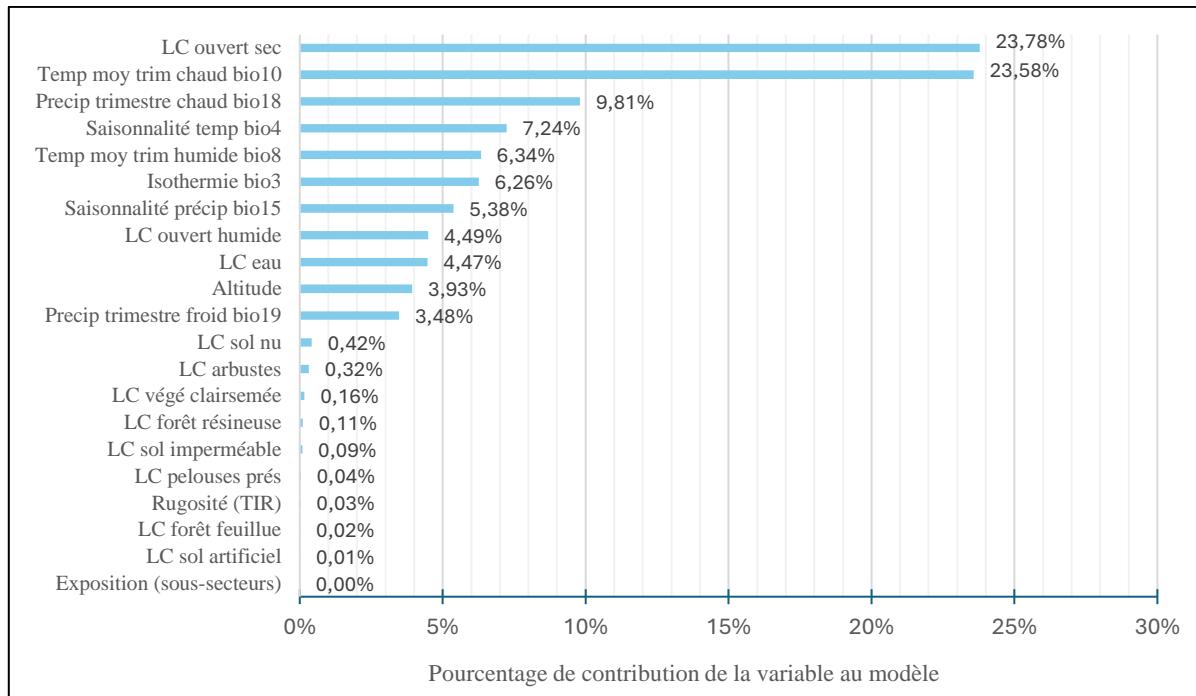


Figure 19. Pourcentages de contribution des 21 variables au modèle 21.

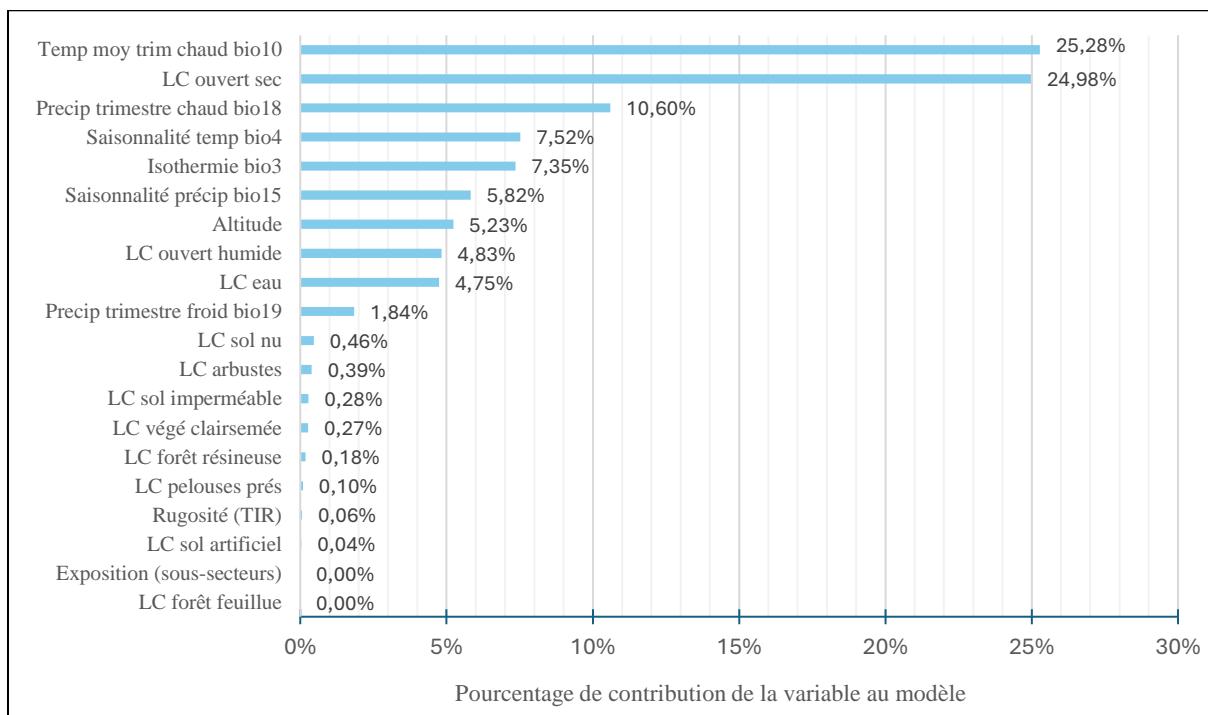


Figure 20. Pourcentages de contribution des 20 variables au modèle 20.

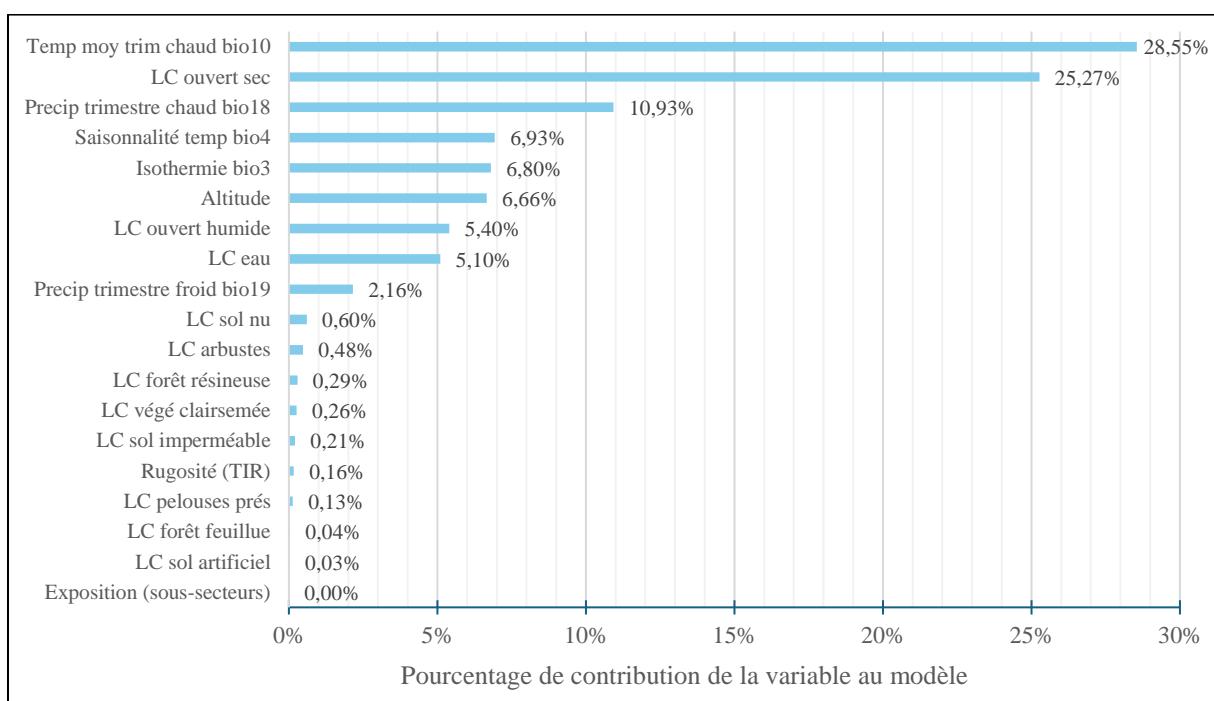


Figure 21. Pourcentages de contribution des 19 variables au modèle 19.

4. Discussion

4.1. Discussion des résultats

4.1.1. Cartographies

Un point d'attention particulier doit être accordé au rectangle différencié situé en Bretagne. Sa présence est due aux valeurs des variables d'occupation du sol issues du portail LifeWatch qui contenaient déjà des valeurs différencierées sur ce rectangle. La suppression de cette région de l'aire d'étude améliorerait les performances des modèles qui ne seraient alors pas influencés par ces valeurs aberrantes.

Avant de comparer les modèles, il est important de rappeler que les trois modèles construits avec la bibliothèque dismo peuvent être comparés entre eux mais que les modèles 20 et 19 ne peuvent pas être directement comparés aux trois modèles construits avec la bibliothèque ENMeval car le nombre de variables utilisées n'est pas identique.

En ce qui concerne la comparaison visuelle des six modèles, le modèle 20 présente un motif très proche du modèle 21, mais comprend moins de zones très fortement défavorables, notamment dans l'ouest de l'Allemagne, comme en atteste l'histogramme des fréquences. Sur la représentation binaire, la Wallonie et le GDL présentent des zones favorables qui n'étaient pas présentes dans le modèle 21. Le modèle 19 présente également le même motif, à l'exception des zones très fortement défavorables qui sont moins présentes dans le modèle. La principale différence visible entre les modèles 20 et 19 est la disparition des deux zones fortement défavorables au niveau de Paris-Reims et du Lac Léman. Ainsi, les valeurs de favorabilité de ces deux zones étaient fortement liées aux faibles valeurs de la variable BIO15 (saisonnalité des précipitations ; **Figure A19** en **Annexe 2**). Avec le modèle 19, la région Paris-Reims présente davantage d'habitats favorables, dont un réseau hydrographique bien représenté (Seine-Marne-Yonne). Le retrait de la variable BIO8 a affecté les relations existant avec les classes d'occupation du sol pelouses et prés, l'eau et l'altitude. La variable BIO15 était en relation avec la température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10).

Les modèles 21 et LQHP 0.5 présentent un motif global fortement similaire, les zones les plus défavorables sont situées aux mêmes endroits, à l'exception de quelques différences dans le sud-est de l'aire d'étude, au niveau de Poitiers. En outre, la surface couverte par les habitats

favorables dans le modèle LQHP 0.5 est moindre, et le rectangle différencié en Bretagne n'y apparaît presque plus.

Dans le modèle LQHPT 1, se trouvent moins de valeurs extrêmes négatives, les fréquences s'étant déplacées vers les valeurs plus élevées, sans pour autant dépasser le seuil du mSSS. En effet, le nombre d'habitats favorables n'a augmenté que d'1%, et est même inférieur au modèle 21. Les différences visuelles entre le modèle LQHPT 1 et LQHP 0.5 sont plutôt faibles. Tandis qu'en comparant LQHPT 1 avec le modèle 21, qui a les mêmes paramètres d'entrée mais n'a pas subi de validation croisée, davantage d'habitats favorables sont retrouvés aux Pays-Bas, et un peu moins en Auvergne.

Le modèle H 2 est le modèle présentant le plus faible taux d'omission parmi les 36 issus d'ENMeval. Cela se traduit par sa plus grande surface d'habitat favorable sur l'aire d'étude (30%). Les zones favorables qui ne se retrouvent pas dans les cinq autres modèles se situent en Flandre, au nord et à l'ouest de Lyon, le long du Rhin en Allemagne et dans l'ouest des Pays-Bas. La carte continue présente moins d'habitats fortement défavorables car les valeurs de favorabilité sont plus élevées.

De manière générale, plusieurs cours d'eau sont aisément repérés comme étant favorables.

4.1.2. Métriques

Concernant les métriques, il faut tenir compte du fait que les modèles 21, 20 et 19 n'ont pas subi de validation croisée, ce qui surestime les mesures d'évaluation et empêche d'évaluer leur robustesse. Sur base des valeurs d'AUC_{test}, le modèle H 2 est le moins discriminant. Les cinq autres modèles présentent des valeurs supérieures à 0,9 indiquant des prédictions excellentes. Il faut cependant rester critique face à cette métrique. L'écart-type des AUC issus des validations croisées doit être minimal pour indiquer un modèle stable. Le modèle LQHPT1 est le moins stable des trois modèles évalués, les valeurs sont cependant relativement faibles.

À propos de la complexité des modèles, le modèle H 2 est le plus simple car il n'utilise qu'une classe de caractéristique. Les modèles 21, 20, 19 et LQHPT 1 utilisent les mêmes classes de caractéristique mais le nombre de coefficients varie. Cette différence entre les modèles 21 et LQHPT 1 résulte de l'absence de validation croisée pour le modèle 21. Ce dernier pourrait être surajusté par rapport à LQHPT 1, mais cette hypothèse est écartée car il présente une valeur de

TSS plus élevée. Le modèle LQHP 0.5 présente davantage de coefficients, son coefficient de régularisation β étant plus faible, mais dispose d'une classe de caractéristique en moins, diminuant la complexité des relations entre la favorabilité de l'habitat et les variables ainsi qu'entre les variables elles-mêmes. Ayant le plus petit ΔAICc , il s'agit du modèle le plus parcimonieux : celui qui atteint la meilleure précision tout en limitant sa complexité.

Le modèle 19 présente la plus haute valeur du CBI, indiquant que ses prédictions correspondent bien aux occurrences observées. Le modèle H 2 présente la valeur la plus basse.

La sélection du « meilleur modèle » dépend de l'objectif de l'étude, qui est la protection d'une espèce rare. Le meilleur modèle doit alors présenter un taux d'omission minimal tout en étant bien ajusté. Le modèle H 2 n'étant pas suffisamment ajusté (valeurs plus faibles d'AUC, de CBI et de TSS) a été écarté. Ensuite, le modèle présentant une erreur d'omission minimale est celui qui présente une sensibilité élevée, le modèle 20 est donc écarté. Le critère suivant concerne des valeurs maximales de TSS et du CBI. Ce sont les modèles 21 et LQHP 0.5 qui ressortent. Le modèle LQHPT 1 a été écarté car il présente une valeur de ΔAICc plus élevée que LQHP 0.5 ainsi qu'un CBI moindre. Le modèle 19 a été écarté pour sa valeur de ΔAICc assez élevée par rapport au modèle 21. Ce dernier présente un taux d'omission plus faible et identifie davantage d'habitats favorables, il est donc retenu comme meilleur modèle. Cependant, le modèle LQHP 0.5 pourrait également être sélectionné sur base de son erreur de commission moindre.

4.1.3. Courbes de réponse

Concernant les courbes de réponse, les tendances sont globalement identiques pour les six modèles, bien que leurs formes exactes diffèrent selon les classes de caractéristiques utilisées. Quelques différences entre les tendances apparaissent néanmoins dans les courbes des variables suivantes : LC milieu ouvert sec, BIO10, BIO18, BIO4, BIO15, rugosité et LC sol artificiel.

Les lignes suivantes concernent l'analyse de certaines courbes de réponse du modèle 21 en fonction de la distribution des occurrences au sein de l'aire d'étude.

- (1) LC ouvert sec (**Figure A28**) : un grand nombre d'occurrences sont concentrées dans les hautes valeurs dans le sud de l'aire d'étude (parcs naturels français traversés par des cours d'eau) et dans le nord-est de l'Allemagne (parcs naturels traversés par l'Elbe). Les pseudo-absences, étant contraintes par rapport aux occurrences, se trouvent

principalement dans les faibles valeurs de densité surfacique qui représentent la majorité de l'aire d'étude. Cette relation intéressante amène la question d'une relation entre la présence de loutres et le niveau de protection et de quiétude de l'habitat.

- (2) BIO10 (température moyenne du trimestre le plus chaud ; **Figure A14**) : il ne semble pas y avoir d'explication à la diminution de la favorabilité entre 14 et 18°C, les loutres étant présentes dans les plages plus petites et plus grandes. Il serait intéressant de chercher une potentielle corrélation avec une autre variable.
- (3) BIO18 (précipitations du trimestre le plus chaud ; **Figure A22**) : la majorité de l'aire d'étude se trouve sous le seuil de 200 mm, les valeurs supérieures étant bien moins fréquentes. Cela expliquerait que peu de loutres ont été trouvées dans ces plages. La favorabilité remonte dans les dernières valeurs, représentées par une petite région, car quelques occurrences s'y trouvent. La relation semble donc principalement liée au hasard de la distribution des valeurs sur l'aire d'étude.
- (4) BIO4 (saisonnalité des températures ; **Figure A8**) : les fréquences des valeurs en-deçà de 5° et au-delà de 7°C sont faibles, ce qui peut expliquer que moins d'occurrences s'y trouvent. La relation mériterait d'être davantage explorée.
- (5) BIO15 (saisonnalité des précipitations ; **Figure A19**) : les fréquences des valeurs en-deçà de 10% sont plutôt faibles, de même qu'après 25%. Un grand nombre d'occurrences se trouve entre 20 et 30% qui correspond à la côte atlantique française où de nombreuses loutres sont installées.
- (6) LC milieu ouvert humide (**Figure A29**) : la majorité de l'aire d'étude correspond à des valeurs faibles, les loutres se retrouvent donc tant dans ces valeurs faibles qu'élevées qui sont rares, comme cela est attendu pour une espèce semi-aquatique.
- (7) LC eau (**Figure A34**) : comme la couche a été agrégée, seules les quelques grandes étendues d'eau sont représentées dans les hautes valeurs. Les faibles valeurs sont également modélisées comme favorables car elles représentent tout de même des cours d'eau, où les loutres sont présentes.

- (8) Altitude (**Figure A1**) : un grand nombre d'occurrences est concentré dans le sud-est de l'aire d'étude, au niveau des Cévennes, ce qui explique l'augmentation de la favorabilité avec l'altitude. Il serait intéressant de réaliser une étude pour comprendre ce qui attire les loutres dans la région des Cévennes : proies disponibles, quiétude, qualité de l'eau, moindre niveau de dérangement anthropique, plus grand effort d'échantillonnage, etc.
- (9) LC sol nu (**Figure A32**) : certaines berges ou bancs alluviaux dans les cours d'eau fréquentés par la loutre sont identifiés comme des sols nus, ce qui explique la favorabilité de cette classe.
- (10) LC forêt feuillue (**Figure A24**) : les hautes valeurs, supérieures à 80% se trouvent principalement au centre de l'aire d'étude, où aucune observation de loutre n'a été recensée et présentant un grand nombre de pseudo-absences. Soit la loutre est influencée par la densité de forêts feuillues, soit elle ne s'est pas encore établie dans le centre de l'aire d'étude, indépendamment de cette variable.

Concernant les parts expliquées du modèle, un peu plus de la moitié (57%) du modèle 21 est expliqué par la classe d'occupation du milieu ouvert sec, BIO10 (température moyenne du trimestre le plus chaud) et BIO18 (précipitations du trimestre le plus chaud). Cette dernière semblerait néanmoins plutôt liée au hasard de la distribution des valeurs sur l'aire d'étude. Les milieux ouverts humides et les cours d'eau n'expliquent chacun que 4,5%, ce qui semble lié à la faible variation de favorabilité en fonction de leurs valeurs.

Le modèle 20, dans lequel a été retiré la variable BIO8 qui expliquait précédemment 6%, on retrouve les mêmes trois premières variables qui expliquent 61% du modèle, avec BIO10 expliquant une plus grande part que les milieux ouverts secs. Le modèle 19, dans lequel a été retiré la variable BIO15 qui expliquait précédemment 6%, est expliqué à 65% par les mêmes trois premières variables, où BIO10 explique également une plus grande part que les milieux secs. Aucun de ces trois modèles n'est expliqué par l'exposition.

4.2. Discussion des méthodes

4.2.1. Échelle et limites géographiques

La présence de la partie de la Bretagne où se trouve le rectangle de valeurs différenciées doit avoir eu une influence sur l'entraînement du modèle. Sa suppression devrait améliorer les performances du modèle par la suppression de valeurs aberrantes.

Il pourrait être intéressant d'évaluer la réalisation de deux autres modèles, l'un entraîné sur la région atlantique et l'autre sur la continentale. Cela pourrait limiter les trop grandes variations des valeurs climatiques pour chaque modèle et potentiellement permettre des prédictions plus précises sur chacune des deux régions. L'échelle spatiale pourrait également être réduite afin d'entraîner un modèle plus régional.

4.2.2. Échelle temporelle

Il existe un biais temporel entre les occurrences (2000-2024) et les variables bioclimatiques (1970-2000). Premièrement, ces données bioclimatiques sont les plus récentes disponibles, le climat se mesurant sur trente ans. Deuxièmement, les observations post-2000 ont été sélectionnées afin qu'elles correspondent à une période proche de la nôtre et soient temporellement alignées avec d'autres variables explicatives comme les occupations du sol.

Il faut donc considérer que les valeurs bioclimatiques peuvent avoir changé et que les relations entre la favorabilité de l'habitat et ces variables peuvent en être impactées.

Des HSM pourraient être entraînés en fonction des saisons ou des mois, en alignant les occurrences avec les variables climatiques. Cela permettrait une meilleure compréhension de l'écologie annuelle de l'espèce et permettrait de prédire sa présence régionale selon la période de l'année. La temporalité est également importante pour certaines variables variant au cours du temps comme la biomasse piscicole et la pollution d'un cours d'eau.

4.2.3. Acquisition des occurrences de loutres et génération des pseudo-absences

Le deuxième filtre appliqué aux données issues de GBIF concernait le statut de validation des observations (point 2.3). À l'exception des données françaises, ces observations n'en disposaient pas. Il aurait été préférable d'avoir davantage confiance dans les données utilisées. Néanmoins, étant donné le grand nombre d'occurrences, les erreurs peuvent être considérées comme diluées parmi les données correctes. Le quatrième filtre, portant sur la précision des observations, a éliminé de nombreuses occurrences, y compris celles de régions entières comme le GDL. Les imprécisions résultaient généralement de floutages volontaires pour protéger l'espèce. Une répartition plus homogène des occurrences sur l'aire d'étude aurait été préférable pour améliorer l'ajustement des modèles.

Les observations récoltées ne distinguent pas un individu établi d'un individu en dispersion, uniquement de passage. Les relations calculées entre ces individus en transit et les variables du lieu d'observation pourraient ne pas refléter des conditions favorables à l'espèce, induisant le modèle en erreur (Guisan *et al.*, 2017).

La séparation des occurrences d'entraînement et de validation selon une méthode en bloc ou en damier aurait réduit l'autocorrélation spatiale, limité la surévaluation des performances du modèle et favorisé sa transférabilité (Muscarella *et al.*, 2014 ; Huang *et al.*, 2024). Générer les pseudo-absences de manière uniforme sur l'aire d'étude, tout en conservant les contraintes, pourrait améliorer les performances du modèle (Da Re *et al.*, 2023).

4.2.4. Les variables explicatives

L'absence de variables relatives à d'autres exigences de la loutre constitue une lacune importante, car elles auraient pu apporter des relations additionnelles au modèle, davantage en relation avec l'écologie propre de l'espèce. Bien que des proxys aient été utilisés pour compenser cette absence, ils ne sont pas aussi précis que les variables directes. Par exemple, la biomasse piscicole d'un cours d'eau ne dépend pas uniquement de l'altitude et des conditions climatiques, mais également de la gestion du cours d'eau, de sa pollution, de la présence d'actions de rempoissonnement, etc. Certaines variables non disponibles pour l'entièreté de l'aire d'étude sont néanmoins disponibles plus régionalement et pourraient être incluses dans des modèles plus locaux.

Les HSM construits sur des variables écologiquement illogiques peuvent tout de même être classifiés comme bons voire excellents sur base de l'AUC et du TSS (Fourcade *et al.*, 2018). Le choix des variables utilisées par le modèle doit donc être judicieux et biologiquement consistant afin de refléter réellement les exigences de l'espèce. Une pré-sélection des variables bioclimatiques selon l'écologie connue de la loutre pourrait améliorer le modèle.

L'exclusion de la variable agriculture après analyse de la colinéarité pourrait avoir amené un biais de prédiction, étant donné sa grande part explicative dans l'étude de Savouré-Soubelet *et al.* (2015). Il serait intéressant d'entraîner à nouveau le modèle en la considérant et d'évaluer ses relations de corrélation. La variable sol imperméable, étant une sous-catégorie de sol artificiel, pourrait être écartée en raison de leur corrélation.

De nombreux sous-secteurs chauds et froids ont été ignorés en raison de l'agrégation, comme c'est le cas pour la plupart des surfaces en Belgique. De plus, la définition des sous-secteurs peut différer (zone intermédiaire entre les sous-secteurs chauds et froids, secteur froid comprenant les fonds de vallées encaissées et les versants projetés dans l'ombre par les versants opposés ; Wampach *et al.*, 2017).

4.2.1. Algorithmes MaxEnt et validations

Il serait intéressant de comparer les mêmes modèles mais en réalisant une validation croisée pour les trois entraînés avec la bibliothèque dismo. Cela permettrait d'évaluer leur robustesse et leur capacité de généralisation.

Les métriques issues de la matrice de confusion, qui demande d'avoir établi un seuil, sont dépendantes de la valeur de ce seuil. Ce dernier correspond au mSSS dans ce mémoire mais d'autres seuils peuvent être sélectionnés. De plus, les pseudo-absences ont été assimilées à des absences pour réaliser les matrices de confusion, ce qui peut introduire un biais.

5. Perspectives

Sur base du modèle créé, d'autres travaux pourraient étudier la connectivité du paysage au sein de l'aire d'étude afin de mettre en avant les potentiels couloirs de dispersion de l'espèce. Il s'agirait alors d'une version actualisée des cartographies réalisées par Reuther en 2004.

Selon les paramètres influençant les habitats défavorables identifiés par les modèles, des actions de restauration et d'amélioration ciblées peuvent être mises en place (restauration de la dynamique naturelle des cours d'eau, diminution de la pollution, augmentation de la diversité spécifique et structurelle de la végétation, maintien de stocks de poissons riches et diversifiés, etc.). Ces actions doivent se faire en priorité dans les habitats défavorables qui limitent la dispersion de l'espèce, afin de rétablir des couloirs de dispersion.

Sur base du modèle 21, la Région Bourgogne-Franche-Comté pourrait servir de couloir de dispersion entre la France et l'Allemagne. Cela demanderait d'agir dans la région entre Dijon et le Rhin Supérieur. Un autre corridor potentiel suivrait la Moselle pour connecter la région de Nancy-Metz au Rhin moyen, en passant par le GDL. À partir de ce territoire, les populations de loutres isolées pourraient se rencontrer par un second corridor reliant la Sûre, la Semois et l'Ourthe, reconnectant le PNVS au GDL, lui-même connecté à la France et à l'Allemagne. Rétablir un couloir de dispersion entre la Flandre et le PNVS constitue un défi majeur en raison de la zone particulièrement défavorable présente en Wallonie. Des actions pourraient également être mises en place pour relier la Semois à l'habitat favorable situé dans les Hautes Fagnes, en passant par l'Ourthe et l'Amblève.

Une méthode de mise à l'échelle (*rescaling*) pourrait être appliquée au modèle 21 afin de l'utiliser dans une zone géographique plus petite et à une résolution plus fine, telle que la Wallonie ou l'Ardenne. Cela permettrait de mieux visualiser les priorités régionales. Le modèle pourrait également être à nouveau entraîné pour intégrer davantage de variables disponibles à cette échelle.

Il est important de noter qu'avant d'appliquer des choix de gestion et de conservation, il est conseillé de se baser sur différents modèles utilisant différentes méthodologies afin de limiter les biais (Préau *et al.*, 2018). De plus, la potentielle présence de pièges écologiques mériterait d'être étudiée étant donné la présence de loutres dans certains milieux moins naturels.

6. Conclusion

Les modèles de favorabilité de l'habitat sont des outils puissants nécessitant une grande précaution dans l'échantillonnage des occurrences et des pseudo-absences, ainsi que dans le partitionnement des données, que ce soit pour la validation croisée ou la validation indépendante. Il est essentiel de maintenir une cohérence écologique lors de la sélection des variables, et de limiter les corrélations. De nombreux paramètres interviennent lors de la construction de tels modèles, où les biais peuvent rapidement survenir et influencer les prédictions. Les méthodes d'évaluation sont également variées, mesurant des aspects différents des modèles. La disponibilité et le nombre d'occurrences et de variables sont un réel enjeu afin d'entraîner un modèle de qualité permettant de guider les choix en matière de conservation.

Le modèle optimal présenté dans ce travail présente des prédictions pouvant servir à obtenir une première vue d'ensemble de la situation. Il pourrait être perfectionné par l'intégration de variables supplémentaires, nécessitant une étude spécifique.

Sur la base des 21 variables utilisées, la densité surfacique de milieux ouverts secs, la température et les précipitations du trimestre le plus chaud sont les trois variables expliquant la moitié du modèle. Les occurrences utilisées semblent en effet se concentrer dans les parcs naturels présentant ce type de milieu.

Les régions prioritaires pour les actions de restauration permettant de reconnecter les différentes populations se situent en Bourgogne-Franche-Comté et dans le Grand Est. Ces actions permettraient de créer un corridor passant par Dijon, le Rhin Supérieur, Nancy, la Moselle, le Rhin moyen et le Grand-Duché de Luxembourg. Par la suite, d'autres initiatives pourraient être menées au GDL et en Wallonie pour reconnecter la Moselle, la Sûre, la Semois et l'Ourthe jusqu'aux Hautes Fagnes.

7. Bibliographie

- Acharya P.M., Thainiramit P., Techato K., Baral S., Rimal N., Savage M., Campos-Arceiz A. & Neupane D., 2023. Predicting the distribution and habitat suitability of the smooth-coated otter (*Lutrogale perspicillata*) in lowland Nepal. *Global Ecology and Conservation* **46**, e02578, DOI:10.1016/j.gecco.2023.e02578.
- Aktion Fischotterschutz, 2024. *Otterleben : Vorkommen und Bestand*. Otter Spotter. <https://www.otterspotter.de/vorkommen-und-bestand>, consulté le 21/12/2024.
- Beslagic S. & Delaigue O., 2017. La loutre (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) en Belgique : une espèce mal-aimée et malmenée (19e-début 20e siècles). *Anthropozoologica* **52**(2), 155–170, DOI:10.5252/az2017n2a2.
- Bourdouxhe A., Duflot R., Radoux J. & Dufrêne M., 2020. Comparison of methods to model species habitat networks for decision-making in nature conservation: The case of the wildcat in southern Belgium. *Journal for Nature Conservation* **58**, 125901, DOI:10.1016/j.jnc.2020.125901.
- Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV), 2024. Berner Konvention. <https://www.bmuv.de/WS473>, consulté le 21/12/2024.
- Chanin P., 2013. *Otters*. Edition Whittet Books : Londres, 150 pp. Citation de seconde main, citée par Kuhn *et al.*, 2019.
- Cianfrani C., Le Lay G., Hirzel A.H. & Loy A., 2010. Do habitat suitability models reliably predict the recovery areas of threatened species? *Journal of Applied Ecology* **47**(2), 421–430, DOI:10.1111/j.1365-2664.2010.01781.x.
- Commission européenne - Direction Générale des Entreprises et de l'Industrie, 2013. *DEM over Europe from the GMES RDA project (EU-DEM, resolution 25m) - version 1, Oct. 2013*. <https://ec.europa.eu/eurostat/web/gisco/geodata/digital-elevation-model/eu-dem>
- Coninck M., 2022. *Modélisation des barrages du castor européen en Wallonie et prédition des tronçons à risques de conflits*. Travail de fin d'études, Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège).
- Conroy J. W. H., 1996. Otters and oil spills: the impacts and the effects. Dix-septième Colloque de mammalogie : la loutre et le vison d'Europe. *Cahiers d'éthologie*, Liège, **15** : 325-336. Citation de seconde main, citée par Dohet *et al.*, 1997.
- Crowley S., Johnson C.J. & Hodder D., 2012. Spatial and behavioral scales of habitat selection and activity by river otters at latrine sites. *J Mammal* **93**(1), 170–182, DOI:10.1644/10-MAMM-A-362.1.
- Da Re D., Tordoni E., Lenoir J., Lembrechts J.J., Vanwambeke S.O., Rocchini D. & Bazzichetto M., 2023. USE it: Uniformly sampling pseudo-absences within the environmental space for applications in habitat suitability models. *Methods Ecol Evol* **14**(11), 2873–2887, DOI:10.1111/2041-210X.14209.
- de Rijk J.H., 2020. Zoeken naar een historische referentie voor otters (*Lutra lutra*) in Nederland. *Lutra* **63**(1–2), 47–73.

de Sagher A., 2021. Otters in Vlaanderen: van vogelvrij tot beschermd. *Gents MilieuFront (GMF)*. <https://www.gentsmilieufront.be/actueel/groen/1073-otters-in-vlaanderen-van-vogelvrij-tot-beschermd/>, consulté le 21/12/2024.

de Selys Longchamps E., 1842. *Faune belge*. Dessain, Liège, 310 pp. Citation de seconde main, citée par Libois *et al.*, 1982.

Delangre J., Bourdouxhe A. & Dufrêne M., 2019. *Mise en place d'un réseau écologique pour le chat sauvage* (*Felis silvestris*, Schreber 1777). WWF, Ardenne&Gaume, Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège), LifeWatch.

Delibes M., Cabezas S., Jiménez B. & González M. J., 2009. Animal decisions and conservation: the recolonization of a severely polluted river by the Eurasian otter. *Animal Conservation*, **12**: 400-407. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00263.x>

Delvaux J. & Galoux A., 1962. *Les territoires écologiques du Sud-Est Belge*. ULB-Centre d'écologie générale. Travails hors-séries, 331 p. Citation de seconde main, citée par Wampach *et al.*, 2017.

Dijkstra V., Polman E., van Oene M. & van der Meij T., 2020. NEM Bever en Otter. *Telganger* 2020(2) : 16-19.

Direction de la Nature et de l'Eau (DNE) du DEMNA - Service Public de Wallonie (SPW), 2019. *Rapportage sur l'état de conservation des espèces d'intérêt communautaire 2013-2018*. <https://biodiversite.wallonie.be/servlet/Repository/rapportage-sp.pdf?ID=41455&saveFile=true>, consulté le 25/12/2024.

Disbergen L., 2022. *Zwolse otters: Habitat en leefwijze van de otter in de stad Zwolle*. Travail de fin d'études, Hogeschool van Hall Larenstein.
<https://www.zoogdiervereniging.nl/sites/default/files/2022-08/Rapportage%20Zwolse%20otters.pdf>

Dohet A., Gourari A., Hoffmann L., Engel E., Ferring J., Hugla J.L., Louvet M., Thomé J.P., Molitor M., Proess R., Baden R., Reichard M., Schmidt G., Essoe B., Hottua R. & Schmitz J.P., 1997. Evaluation de la qualité des cours d'eau au Luxembourg en tant qu'habitat pour la loutre. *Trav. sci. Mus. nat. hist. nat. Lux.* **26**.

European Commission, Eurostat (ESTAT), GISCO (Geographic Information System of the Commission), 2020. *Countries, 2020 - Administrative Units - Dataset*. <https://ec.europa.eu/eurostat/web/gisco/geodata/reference-data/administrative-units-statistical-units/countries>, consulté le 17/12/2024.

European Environment Agency (EEA), 2016. *Biogeographical regions, Europe 2016, version 1*. <https://www.eea.europa.eu/en/analysis/maps-and-charts/biogeographical-regions-in-europe-2>, consulté le 17/12/2024.

Fick S. E. & Hijmans R. J., 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**(12), 4302-4315. <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>

Fourcade Y., Besnard A.G. & Secondi J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecol Biogeogr* **27**(2), 245–256, DOI:10.1111/geb.12684.

GBIF.org, 2024. *GBIF Lutra Lutra Occurrence* - Download 21 August 2024. <https://doi.org/10.15468/dl.jt9gv6>

GDAL/OGR contributors, 2024. *GDAL/OGR Geospatial Data Abstraction software Library*. Open-Source Geospatial Foundation. <https://gdal.org>, DOI: 10.5281/zenodo.5884351.

Gomez J.J., Túnez J.I., Fracassi N. & Cassini M.H., 2014. Habitat suitability and anthropogenic correlates of Neotropical river otter (*Lontra longicaudis*) distribution. *J Mamm* **95**(4), 824–833, DOI:10.1644/13-MAMM-A-265.

Green J., Green R., Jefferies D. J., 1984. A radio-tracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Perthshire river system, *Lutra*, **27** : 85-145. Citation de seconde main, citée par Nederlandt *et al.*, 2011.

Groupe Loutres, 1981. Premières données sur le statut de la Loutre en France. *Bull. Gr. Loutres, Soc. fr. Prot. Et. Mamm.* **3** : 13-17. Citation de seconde main, citée par Libois *et al.*, 1982.

Guerreiro F., 2021. *Traitemet des données Raster : Analyse raster terrain*. Maîtrise d'ouvrage : MEDDE - METL - MAAF / Licence ouverte ETALAB. https://data.sigea.educagri.fr/download/sigea/supports/QGIS/distance/perfectionnement/M08_Traitemet_donnees_raster/co/30_N2_Analyse_raster_terrain.html, consulté le 20/12/2024.

Guisan A., Thuiller W. & Zimmermann N.E., 2017. *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*, Ecology, Biodiversity and Conservation, Cambridge University Press, Cambridge.

Hijmans R., 2024. *terra: Spatial Data Analysis*. R package version 1.7-78. <https://rspatial.github.io/terra/>

Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J. & Elith J., 2023. *dismo: Species Distribution Modeling*. R package version 1.3-14. <https://github.com/rspatial/dismo>

Interreg Vlaanderen-Nederland, s.d. *Otter over de grens*. <https://interregvianed.eu/otter-over-de-grens/partners>, consulté le 17/12/2024.

Jacquet F., 2007. Etude de faisabilité du retour de la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) en Haute-Savoie. Thèse de doctorat, École Nationale Vétérinaire D'Alfort.

Jo Y.-S., Won C.-M., Fritts S.R., Wallace M.C. & Baccus J.T., 2017. Distribution and habitat models of the Eurasian otter, *Lutra lutra*, in South Korea. *Journal of Mammalogy* **98**(4), 1105–1117, DOI:10.1093/jmammal/gyx037.

Kang W., Kim G. & Park Y., 2022. Habitat suitability and connectivity modeling predict genetic population structure and priority control areas for invasive nutria (*Myocastor coypus*) in a temperate river basin. *PLoS ONE* **17**(12), e0279082, DOI:10.1371/journal.pone.0279082.

Kass J. M., Muscarella R., Pinilla-Buitrago G. E. & Galante P. J., 2021. ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, **12**(9), 1602-1608. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13628>

Kass J. M., Muscarella R., Pinilla-Buitrago G. E. & Galante P. J., 2024. *ENMeval 2.0.5 Vignette*. <https://jamiemkass.github.io/ENMeval/articles/ENMeval-2.0-vignette.html>, consulté le 21/12/2024.

Kleijn L. J. K. & Van Bree P. J. H., 1966. Notities betreffende de Otter, *Lutra lutra* (L., 1758) in Nederland. *Natuurh. Maandbl.*, **55** (9) : 134-139. Citation de seconde main, citée par Libois *et al.*, 1982.

Kruuk H. & Balharry D., 1990. Effects of sea water on thermal insulation of the otter, *Lutra lutra*. *Journal of Zoology*, **220** : 405-415. Citation de seconde main, citée par Kuhn *et al.*, 2019.

Kuhn R., 2009. *Plan National d'Actions pour la Loutre d'Europe (Lutra lutra), 2010-2015*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères/Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de la Mer.

Kuhn R., Simonnet F., Arthur C. & Barthélémy V., 2019. *Plan National d'Actions en faveur de la Loutre d'Europe (Lutra lutra) 2019-2028*, SFEPM & DREAL, Nouvelle-Aquitaine, Poitiers.

Kuiters A. T., de Groot G. A., Lammertsma D. R., Jansman H. A. H., Bovenschen J., Laar M. & Niewold F., 2019. Terug van weggeweest, de otter in Nederland, *De Levende Natuur*, **120**(6), pp. 241-244. <https://natuurtijdschriften.nl/pub/1010719>

Lafontaine L., Fortumeau E. & Mainsant S., 1998. *Influence of habitat quality factors on otter Lutra lutra L. distribution in Brittany, NW France : a statistical approach for assessing recolonization probabilities*. Presented at the VIIth International Otter Colloquium, IUCN Otter Specialist Group Bulletin, Czech Republic.

Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (LANUV), 2011. *Rote Liste der gefährdeten Pflanzen, Pilze und Tiere in Nordrhein-Westfalen*, 4^e éd, 2^e volume – LANUV-Fachbericht 36.

Libois R., 2006. *Les mammifères non volants de la Région Wallonne : tendances des populations*. Dossier scientifique réalisé dans le cadre de l'élaboration du Rapport analytique 2006 sur l'État de l'Environnement wallon. Unité de Recherches zoogéographiques, Université de Liège. 127 p.

Libois R., Philippart J.-C., Rosoux R. & Vranken M., 1982. Quel avenir pour la loutre en Belgique ? *The otter in Belgium: what can we hope ?* **2**(1).

LifeWatch, 2018. *Lifewatch, Open e-Data for Biodiversity. Ecopatches (EU)*. Université Catholique de Louvain - Earth and Life Institute (UCL - ELI) et Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech - Unité Biodiversité et Paysage, financé par la Fédération Wallonie-Bruxelles. <https://maps.elie.ucl.ac.be/lifewatch/ecopatches.html?lang=fr>, consulté le 10/09/2024.

Liu C., White M. & Newell G., 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* **40**(4), 778–789, DOI:10.1111/jbi.12058.

Loy A., Carranza M.L., Cianfrani C., D'Alessandro E., Marzio P.D., Minotti M. & Reggiani G., 2009. Otter *Lutra lutra* population expansion: assessing habitat suitability and connectivity in southern Italy. *Folia Zool.* **58**(3), 309–326.

Loy A., Kranz A., Oleynikov A., Roos A., Savage M. & Duplaix N, 2022. *Lutra lutra* (amended version of 2021 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species 2022*: e.T12419A218069689.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T12419A218069689.en>

Lütfolf M., Kienast F. & Guisan A., 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* **43**(4), 802–815, DOI:10.1111/j.1365-2664.2006.01191.x.

MacDonald S. & Mason C., 1990. *Otters: an action plan for their conservation*. Foster-Turley, P. ed., IUCN/SSC Otter Specialist Group, USA, 133.

Maes D., Baert K., Boers K., Casaer J., Criel D., Crevecoeur L., Dekeukeleire D., Gouwy J., Gyselings R., Haelters J., Herman D., Herremans M., Huysentruyt F., Lefebvre J., Lefevre A., Onkelinx T., Stuyck J., Thomaes A., Van Den Berge K., Vandendriessche B., Verbeylen G. & Vercayie D., 2014. *De IUCN Rode Lijst van de zoogdieren in Vlaanderen*. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO.R.2014.1828211). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Manzoor S.A., Griffiths G. & Lukac M., 2018. Species distribution model transferability and model grain size – finer may not always be better. *Sci Rep* **8**(1), 7168, DOI:10.1038/s41598-018-25437-1.

Merow C., Smith M.J. & Silander Jr J.A., 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* **36**(10), 1058–1069, DOI:10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x.

Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M. & Anderson R.P., 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* **5**(11), 1198–1205, DOI:10.1111/2041-210X.12261.

Naimi B., Hamm N. A. S., Groen T. A., Skidmore A. K., & Toxopeus A. G., 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, **37**(2), 191–203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x

Nederlandt N., Schmidt G., Leclercq C., Liégeois S., Keulen C., Motte G., Libois R., Schockert V. & Celina S., 2011. *Plan loutre 2011-2021 en Wallonie et au Grand-Duché de Luxembourg*.

Oeser J., Heurich M., Kramer-Schadt S., Mattisson J., Krofel M., Krojerová-Prokešová J., Zimmermann F., Anders O., Andrén H., Bagrade G., Belotti E., Breitenmoser-Würsten C., Bufka L., Černe R., Drouet-Hoguet N., Duša M., Fuxjäger C., Gomerčić T., Jędrzejewski W., Kont R., Koubek P., Kowalczyk R., Kusak J., Kubala J., Kutil M., Linnell J.D.C., Molinari-Jobin A., Männil P., Middelhoff T.L., Odden J., Okarma H., Oliveira T., Pagon N.,

Persson J., Remm J., Schmidt K., Signer S., Tám B., Vogt K. & Kuemmerle T., 2023. Integrating animal tracking datasets at a continental scale for mapping Eurasian lynx habitat. *Diversity and Distributions* **29**(12), 1546–1560, DOI:10.1111/ddi.13784.

Oliveira T., Mattisson J., Vogt K., Linnell J., Odden J., Premier J., Rodríguez-Recio M., Belotti E., Bufka L., Černe R., Duľa M., Fležar U., Gonev A., Herdtfelder M., Heurich M., Hočevá L., Hvala T., Il'ko T., Kont R., Koubek P., Krojerová-Prokešová J., Kubala J., Kübarsepp M., Kusak J., Kutil M., Machčiník B., Männil P., Melovski D., Molinari P., Ornicāns A., Pavlov A., Prostor M., Slijepčević V., Smolko P., Tam B. & Krofel M., 2024. Ecological and intrinsic drivers of foraging parameters of Eurasian lynx at a continental scale. *Journal of Animal Ecology* **00**(n/a), 1–14, DOI:10.1111/1365-2656.14228.

Overal B., 1989. La loutre dans la Haute-Sûre. *Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois*, 89 : 7-19. Citation de seconde main, citée par Schmidt & Adam, 1992.

Petit S., Cordier S., Claessens H., Ponette Q., Vincke C., Marchal D. & Weissen F., 2017. *Fichier écologique des essences*. Forêt.Nature, UCLouvain-ELIe, ULiège-GxABT, SPWARNE-DNF. <https://fichierecologique.be>, consulté le 21/12/2024.

Phillips S.J., Anderson R.P. & Schapire R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**(3–4), 231–259, DOI:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.

Pigneur L.-M. & Michaux J., 2016. À quand le retour de la loutre en Wallonie ? *Le Magazine Natagora* #76 : La fée de l'onde Natagora asbl, Namur.

Préau C., Trochet A., Bertrand R. & Isselin-Nondedeu F., 2018. Modeling potential distributions of three European amphibian species comparing ENFA and MaxEnt. *Herpetological Conservation and Biology* **13**(1), 91–104.

Puissauve R., 2013. *La Loutre d'Europe*, *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). Fiches d'information sur les espèces aquatiques protégées. MNHN, Service du patrimoine naturel.

R Core Team, 2024 *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Reuther C., 2000. *Lutra lutra. The IUCN Red List of Threatened Species* 2000: e.T12419A3344589, visité le 21/12/2024.

Reuther C., 2004. *Auf dem Weg zu einem Otter-Habitat-Netzwerk Europa (OHNE): Methodik und Ergebnisse einer Raumbewertung auf europäischer und deutscher Ebene = On the way towards an Otter Habitat Network Europe (OHNE)*, Habitat, Verl. der GN-Gruppe Naturschutz, Hankensbüttel, 308.

Roos A., Loy A., de Silva P., Hajkova P. & Zemanová B., 2015. *Lutra lutra. The IUCN Red List of Threatened Species* 2015: e.T12419A21935287. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T12419A21935287.en>

Savouré-Soubelet A., Witté I., Flamme L., Grech G. & Haffner P., 2015. Détermination du potentiel d'accueil de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) par secteur géographique en France métropolitaine. *revec* **70**(4), 293–313, DOI:10.3406/revec.2015.1793.

Schmidt G. & Adam S., 1992. La loutre (*Lutra lutra*) au Luxembourg. *Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois*, **93** : 41-58.

SFEPM (Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères), s.d. *Présentation de la Loutre d'Europe*. <https://www.sfepm.org/presentation-de-la-loutre-deurope.html>, consulté le 21/12/2024.

Simonnet F., 2006. La Loutre d'Europe, la reconquête des rivières. *Supplément à la Revue d'information d'Eaux & Rivières* n°137 : 16-19.

Stassart C., 2021. *La Belgique, au confluent des populations de loutres d'Europe*. Daily Science. <https://dailyscience.be/12/07/2021/26210/>, consulté le 21/12/2024.

Stubbe M., 1977. Der Fischotter, *Lutra lutra* (L., 1758) in der DDR. *Zool. Anz.*, **199**(3-4) : 265-285. Citation de seconde main, citée par Libois *et al.*, 1982.

Titeux N., Aizpurua O., Hollander F.A., Sardà-Palomera F., Hermoso V., Paquet J., Mestdagh X., Settele J., Brotons L. & Van Dyck H., 2020. Ecological traps and species distribution models: a challenge for prioritizing areas of conservation importance. *Ecography* **43**(3), 365–375, DOI:10.1111/ecog.04783.

UICN France, MNHN, SFEPM & ONCFS, 2017. *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mammifères de France métropolitaine*. Paris, France.

Van Den Berge K., Belpaire C., Maes D., Van Thuyne G., Gouwy J., Geeraerts C., Pauwels I., De Bruyn L., Vandamme L., 2019a. *Onderzoek naar habitatkwaliteit voor de otter in België : Potentieel leefgebied voor de otter in Vlaanderen*. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 58. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.17664371

Van Den Berge K., Gouwy J. & Berlengée F., 2019b. *De otter (Lutra lutra) in Vlaanderen. State of the art anno 2019*. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 60. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.17353337

van Norren E., Dekker J. & Limpens H., 2020. *Basisrapport Rode Lijst Zoogdieren 2020 volgens Nederlandse en IUCN-criteria*. Zoogdiervereniging, Nijmegen, the Netherlands. <https://www.zoogdiervereniging.nl/publicaties/2020/basisrapport-rode-lijst-zoogdieren-2020-volgens-nederlandse-en-iucn-criteria>

van Norren E. & Kuiters L., 2021. *De otter gaat het 'Jaar van de Otter' in als levensvatbare populatie*. Zoogdier vereniging. <https://www.zoogdiervereniging.nl/actueel/nieuws/otter-gaat-het-jaar-van-de-otter-als-levensvatbare-populatie>, consulté le 21/12/2024.

van Norren E., Schröder F., de Groot A., Cocchiararo B., 2021. *Grenzen vormen geen obstakel voor otters in Duitsland, België en Nederland*. Zoogdier vereniging. <https://www.zoogdiervereniging.nl/actueel/nieuws/grenzen-vormen-geen-obstakel-voor-otters-duitsland-belgie-en-nederland>, consulté le 21/12/2024.

van Spronsen B., 2020. Using habitat preferences of the Eurasian Otter (*Lutra lutra*) to predict future potential habitat after reintroduction in the Netherlands. Travail de fin d'études, VU Amsterdam.

Vandamme L., Belpaire C., Gelaude E., Gouwy J., Robberechts K., Van Thuyne G., Galle L., Maes Y., Lambeens I., Terrie T., Breine J., Bervoets L., Teunen L., Malarvannan G., Govaci A. & Van Den Berge K., 2019. *Onderzoek naar potentieel habitat voor de otter in de Benedenschelde, Habitatkwaliteit en knelpunten gedetailleerd in kaart*, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Vincent C., 2010. *Naguère menacée de disparition, la loutre repeuple les rivières*. Le Monde. https://www.lemonde.fr/planete/article/2010/08/21/naguere-menacee-de-disparition-la-loutre-repeuple-les-rivieres_1401311_3244.html, consulté le 21/12/2024.

Wampach F., Lisein J., Cordier S., Ridremont F. & Claessens H., 2017. Cartographie de la disponibilité en eau et en éléments nutritifs des stations forestières de Wallonie. *Forêt.Nature* **143** : 47-60. <https://www.fichierecologique.be/resources/FO143-47-60.pdf>

Wasser Otter Mensch (WOM), s.d. *Fischotter Verbreitung*. <https://www.wasser-otter-mensch.de/verbreitung.html>, consulté le 21/12/2024.

Wilson Don E. & Reeder DeeAnn M. (eds), 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp.

WWF-Belgique, s.d.-a. *La loutre, l'insaisissable des rivières*. <https://wwf.be/fr/especes-menacees/proteger-la-loutre-deurope>, consulté le 21/12/2024.

WWF-Belgique, s.d.-b. *Restaurer l'habitat de la loutre en Flandre et en Wallonie*. <https://wwf.be/fr/projets/le-retour-de-la-loutre-en-belgique>, consulté le 21/12/2024.

WWF-Belgique, 2022a. *La loutre est bien présente dans la Semois*. <https://wwf.be/fr/actualites/la-loutre-est-bien-presente-dans-la-semois>, consulté le 21/12/2024.

WWF-Belgique, 2022b. *La loutre est-elle revenue en Belgique ?* <https://wwf.be/fr/actualites/la-loutre-est-elle-revenue-en-belgique>, consulté le 21/12/2024.

8. Annexes

Table des annexes

Annexe 1 : Variables retrouvées dans la littérature scientifique	79
Annexe 2 : Cartographies des 35 variables initiales	83

Annexe 1 : Variables retrouvées dans la littérature scientifique

Tableau A1. Variables explicatives à prendre en compte lors de la construction d'un HSM pour la Loutre d'Europe. Certains articles de référence ne concernent pas la loutre mais le ragondin ou le castor, l'indication se trouve à côté de la référence.

(*) Les données, étant associées à la localisation précise de la station d'analyse sur le cours d'eau, ne sont pas forcément représentatives de l'ensemble du cours d'eau, même en direction de l'aval. Les données peuvent également varier au cours du temps, elles devraient donc correspondre aux périodes des observations réalisées à proximité.

Besoins espèce	Catégories	Variables	Articles de référence	Notes
Données bioclimatiques, environnementales et habitat	Topographie	Altitude	Reuther, 2004 Loy et al., 2009 Gomez et al., 2014 Savouré-Soubelet et al., 2015 Jo et al., 2017	Influence la biomasse piscicole, la température et l'humidité, et donc la végétation qui peut servir d'abri.
		Pente	Cianfrani et al., 2010 Acharya et al., 2023	Influence la présence de structures pouvant servir d'abris, la hauteur de la végétation, la biomasse piscicole et l'humidité.
		Exposition (sous-secteurs)		Influence la température et l'humidité, et donc la végétation
		Rugosité du terrain (TIR - Terrain Rugosity Index)		Influence la présence de structures pouvant servir d'abris, potentiellement la quiétude, l'écoulement de l'eau et donc l'humidité du sol, l'accumulation en fond de vallée, l'érosion, etc.
		Convexité	Cianfrani et al., 2010	Influence l'écoulement de l'eau et donc l'humidité du sol, l'accumulation en fond de vallée, l'érosion, etc.
	Température	Température annuelle moyenne (=BIO1)		Influence la biomasse piscicole, la végétation, et donc la quiétude.
		Amplitude des températures diurnes moyennes (=BIO2)		
		Isothermie (=BIO3)	Jo et al., 2017	
		Saisonnalité des températures (=BIO4)		
		Température maximale du mois le plus chaud (=BIO5)		
		Température minimale du mois le plus froid (=BIO6)	Kang et al., 2022 (ragondin)	
		Amplitude annuelle de température (=BIO7)		
		Température moyenne du trimestre le plus humide (=BIO8)	Acharya et al., 2023	
		Température moyenne du trimestre le plus sec (=BIO9)		
		Température moyenne du trimestre le plus chaud (=BIO10)	Kang et al., 2022 (ragondin)	
	Pluviométrie	Température moyenne du trimestre le plus froid (=BIO11)		
		Précipitations annuelles (=BIO12)	Lafontaine et al., 2002	Influence la biomasse piscicole, la végétation, et donc la quiétude.
		Précipitations du mois le plus humide (=BIO13)		
		Précipitations du mois le plus sec (=BIO14)	Acharya et al., 2023	
		Saisonnalité des précipitations (=BIO15)		

Besoins espèce	Catégories	Variables	Articles de référence	Notes
	Pluviométrie (suite)	Précipitations du trimestre le plus humide (=BIO16)		Influence la biomasse piscicole, la végétation, et donc la quiétude.
		Précipitations du trimestre le plus sec (=BIO17)	Kang et al., 2022 (ragondin) Acharya et al., 2023	
		Précipitations du trimestre le plus chaud (=BIO18)	Acharya et al., 2023	
		Précipitations du trimestre le plus froid (=BIO19)		
Données bioclimatiques, environnementales et habitat (suite)	Occupation du sol	Land cover	Lafontaine et al., 2002 Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Cianfrani et al., 2010 Gomez et al., 2014 Savouré-Soubelet et al., 2015 Jo et al., 2017 van Spronsen, 2020 Coninck, 2022 (castor) Acharya et al., 2023	Différentes classifications d'occupation du sol existent selon les études.
		Distance la plus courte à un cours/point d'eau	Kang et al., 2022 (ragondin) Acharya et al., 2023	La couche cartographique reprenant les cours d'eau en Europe disponible sur HYDROSheds présente des biais. Prendre en compte aussi les surfaces d'eau (tourbières et marais). Question quant à la définition d'un point d'eau (taille et profondeur minimales).
		Nombre de kilomètres linéaires de cours d'eau	Lafontaine et al., 2002 Gomez et al., 2014 Savouré-Soubelet et al., 2015	Cette variable ne prend pas en compte les surfaces humides telles que les tourbières et marais.
	Présence de castors	Présence de castors	van Spronsen, 2020	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
Ressources alimentaires	Diversité piscicole	Diversité piscicole (IBI - Integrity Biotic Index)	Cianfrani et al., 2010	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
		Indice biologique du cours d'eau (flore aquatique, faune benthique invertébrée, ichtyofaune)	Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Savouré-Soubelet et al., 2015 Vandamme et al., 2019	Nécessite que la variable soit standardisée sur toute l'aire d'étude.
		Biomasse piscicole (kg/ha)	Lafontaine et al., 2002 Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Savouré-Soubelet et al., 2015 Vandamme et al., 2019	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
	Débit du cours d'eau	Débit moyen du cours d'eau	Lafontaine et al., 2002	(*)
	Dimensions du cours d'eau	Profondeur du cours d'eau	van Spronsen, 2020	(*)
		Variabilité du niveau d'eau	Jacquet, 2007 van Spronsen, 2020	
		Largeur du cours d'eau	Gomez et al., 2014	
				Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.

Besoins espèce	Catégories	Variables	Articles de référence	Notes
	Piscicultures	Distance à la pisciculture la plus proche	Reuther, 2004	Aucune base de données satisfaisante n'a été trouvée pour identifier les piscicultures dans certains pays de l'aire d'étude.
		Production annuelle des piscicultures	Reuther, 2004	
Qualité eau	Polluants	Quantité de métaux lourds (Cd, Ni, Hg, Pb, Al, Cr, Cu, Zn, As, Ag, etc.)	Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Vandamme et al., 2019	(*)
		Quantité de PCB (polychlorobiphényles)	Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Vandamme et al., 2019	
		Quantité de pesticides organochlorés (lindane, dieldrine, aldrine, DDT, etc.)	Reuther, 2004 Vandamme et al., 2019	
		Quantité d'hydrocarbures	Jacquet, 2007	
		Quantité de nitrates et de phosphates	Lafontaine et al., 2002 Reuther, 2004 Gomez et al., 2014 Jo et al., 2017	
		Indice de l'état chimique général selon les normes européennes ou nationales	Savouré-Soubelet et al., 2015	
	Oxygène dissous	Nombre de sites de rejets identifiés		Nécessite des inventaires complets sur toute l'aire d'étude.
Abris	Qualité des berges	Quantité d'oxygène dissous dans l'eau	Gomez et al., 2014 Jo et al., 2017 Vandamme et al., 2019	(*)
		Nombre de structures pouvant servir d'abri	Jacquet, 2007 Vandamme et al., 2019	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
		Diversité structurelle et spécifique de la végétation des berges	Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Vandamme et al., 2019	Variable permettant d'évaluer la naturalité des berges et la présence d'abris. Nécessite une échelle plus fine ou un proxy.
		Pente des berges	Coninck, 2022 (castor)	Variable non obtenue de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
		% du cours d'eau ayant des berges bétonnées, imperméables, artificialisées	Reuther, 2004 Coninck, 2022 (castor)	Variable non obtenue de manière satisfaisante pour l'aire d'étude, nécessiterait un proxy.
		Indice hydromorphologique des cours d'eau (régime, structure et continuité)	Savouré-Soubelet et al., 2015	Nécessite que la variable soit standardisée sur toute l'aire d'étude.
	Aires protégées	Situé dans une réserve naturelle	Reuther, 2004	Variables non prises en compte car le niveau de protection, et donc la quiétude dans l'aire protégée, diffèrent selon les pays. Demanderait une classification des aires protégées selon leur niveau de protection.
		Présence de sites classés Natura2000		
		Situé dans un parc national	Jo et al., 2017	
		Situé dans un autre type d'aire protégée	Reuther, 2004 Gomez et al., 2014	

Besoins espèce	Catégories	Variables	Articles de référence	Notes
Dérangements anthropiques	Population et activités humaines	Densité d'habitants	Lafontaine et al., 2002 Reuther, 2004 Savouré-Soubelet et al., 2015 Jo et al., 2017 Kang et al., 2022 (ragondin)	Données disponibles sur le portail Eurostat.
		Distance à la ville la plus proche	Cianfrani et al., 2010 Coninck, 2022 (castor) Acharya et al., 2023	Nécessite de définir la notion de ville (superficie, nombre d'habitants, etc.), selon le seuil qui influencerait la Loutre d'Europe.
	Routes	Distance à la route la plus proche	Jacquet, 2007 Jo et al., 2017 Kang et al., 2022 (ragondin) Coninck, 2022 (castor) Acharya et al., 2023	Nécessite de définir la notion de route (nombre de bandes, vitesse maximale autorisée, densité du trafic journalier, etc.), selon les valeurs qui influencerait la Loutre d'Europe.
		Densité de routes	Reuther, 2004 Savouré-Soubelet et al., 2015 Coninck, 2022 (castor)	Couche cartographique disponible, ne potentiellement sélectionner que les routes ayant certaines caractéristiques (nombre de bandes, vitesse maximale autorisée, densité du trafic journalier, etc.).
		Densité du trafic routier	Reuther, 2004 Jo et al., 2017	Variable non obtenue de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
	Chemins de fer	Distance la plus courte à un chemin de fer	Jo et al., 2017 Coninck, 2022 (castor)	Données à jour disponibles sur OpenStreetMap. Requête chronophage pour l'aire d'étude.
		Densité de chemins de fer	Coninck, 2022 (castor)	
	Trafic fluvial	Densité moyenne de bateaux par jour	Reuther, 2004 Gomez et al., 2014	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude. Elle était pourtant significative dans l'étude de Gomez <i>et al.</i> , 2014.
	Obstacles sur cours d'eau	Nombre d'obstacles infranchissables sur les cours d'eau (écluses, barrages hydroélectriques, etc.)	Reuther, 2004 Jacquet, 2007 Coninck, 2022 (castor)	Données à jour disponibles sur OpenStreetMap. Requête chronophage pour l'aire d'étude.
		Nombre de ponts routiers ou ferroviaires intersectant un cours d'eau	Vandamme et al., 2019	
	Tourisme	Présence de cours d'eau autorisant la circulation en kayak ou autre embarcation de loisir	Jacquet, 2007 Coninck, 2022 (castor)	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
		Densité de campings	Reuther, 2004 Coninck, 2022 (castor)	Variable non obtenue de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.
		Nombre de zones de baignade officielles	Coninck, 2022 (castor)	Variable impossible à obtenir de manière satisfaisante pour l'aire d'étude.

Annexe 2 : Cartographies des 35 variables initiales

Les 19 variables BIO (Figures A5 à A23) sont issues de WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans, 2017).

Les 12 variables Land cover (Figures A24 à A32) ont été modifiées à partir de LifeWatch (2018).

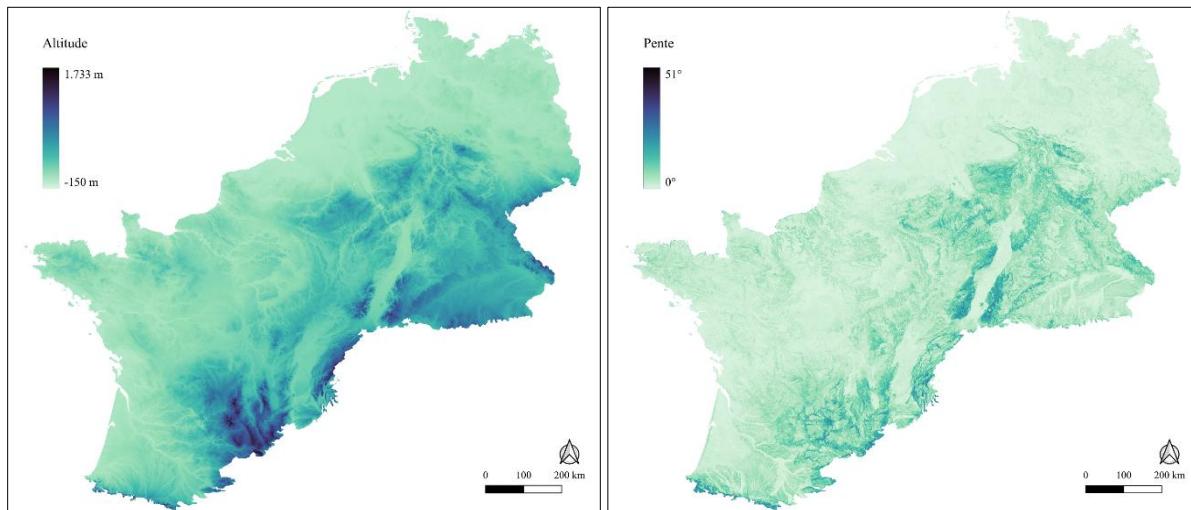


Figure A1. Variable représentant l'altitude au sein de l'aire d'étude. Données issues du EU-DEM (Commission européenne - Direction Générale des Entreprises et de l'Industrie, 2013).

Figure A2. Variable représentant les pentes en degrés au sein de l'aire d'étude. Données calculées sur base du EU-DEM (Commission européenne - Direction Générale des Entreprises et de l'Industrie, 2013).

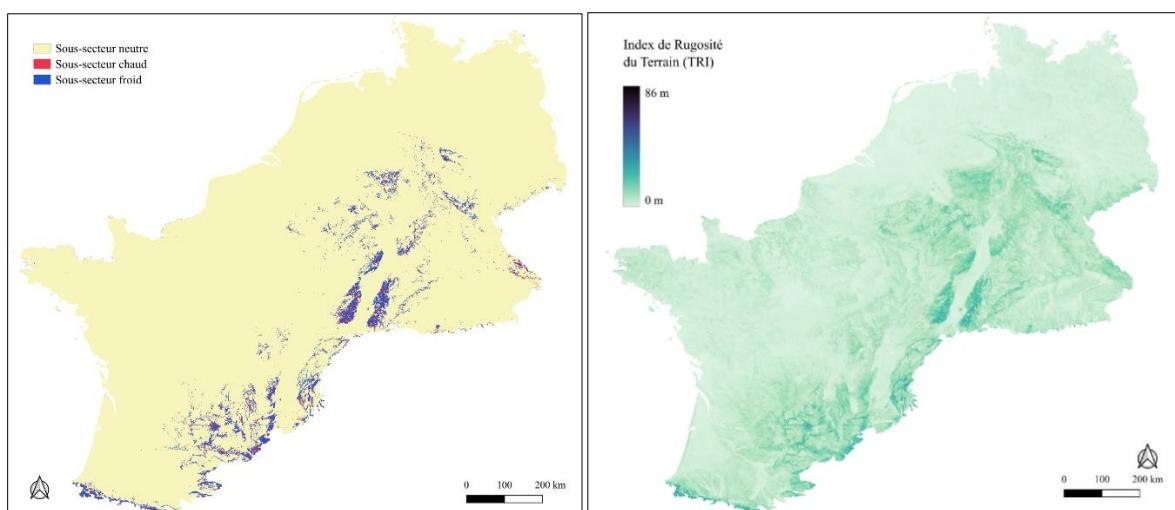


Figure A3. Distribution des trois sous-secteurs au sein de l'aire d'étude.

Figure A4. Valeurs de l'Indice de Rugosité du Terrain (TRI) au sein de l'aire d'étude.

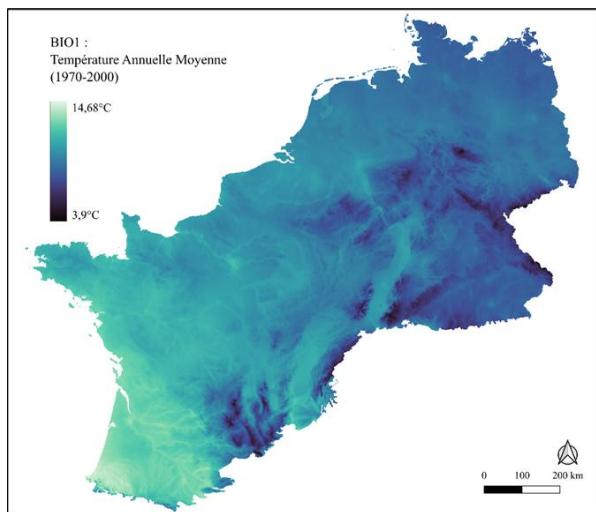


Figure A5. Température moyenne annuelle (BIO1) pour la période 1970-2000.

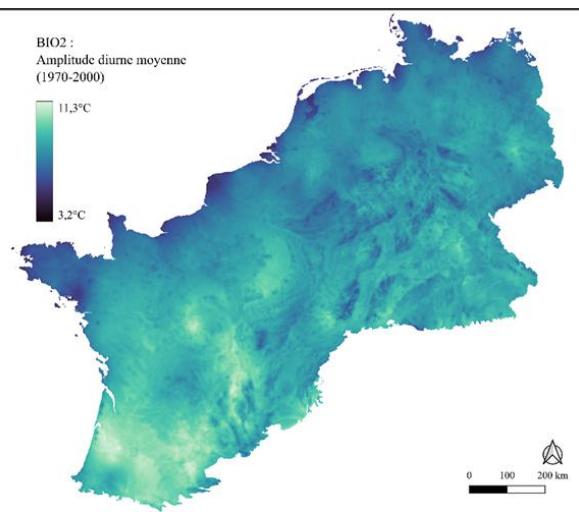


Figure A6. Amplitude diurne moyenne (BIO2) pour la période 1970-2000.

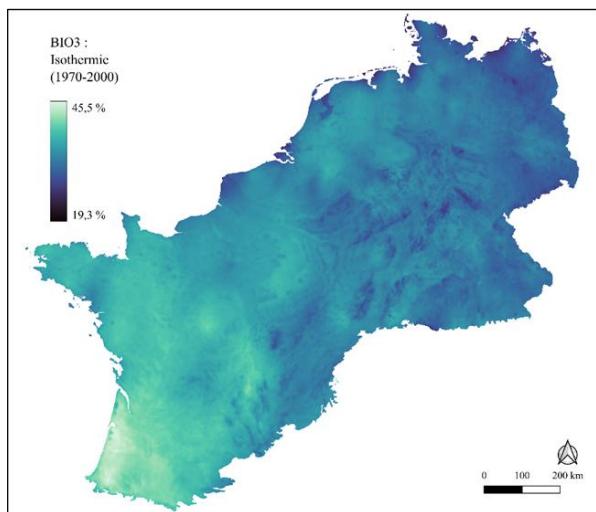


Figure A7. Valeurs de l'isothermie (BIO3) pour la période 1970-2000.

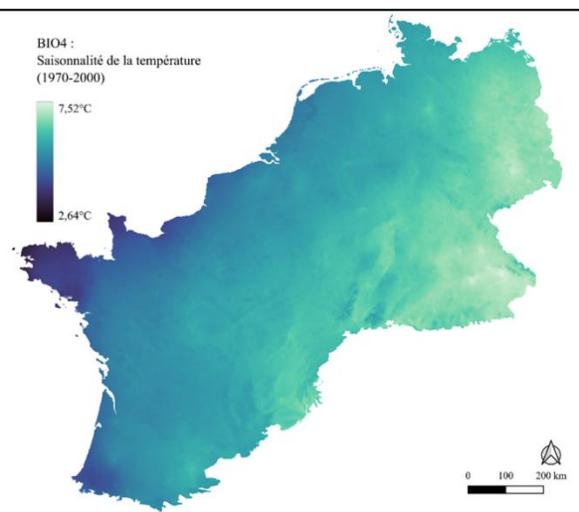


Figure A8. Valeurs de la saisonnalité des températures (BIO4) pour la période 1970-2000.

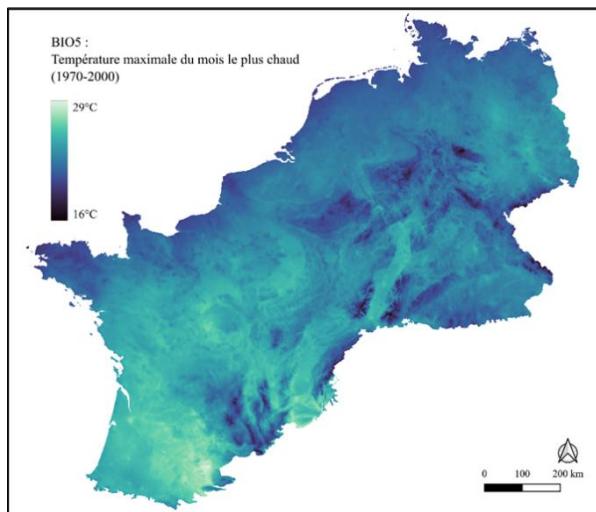


Figure A9. Température maximale du mois le plus chaud (BIO5) pour la période 1970-2000.

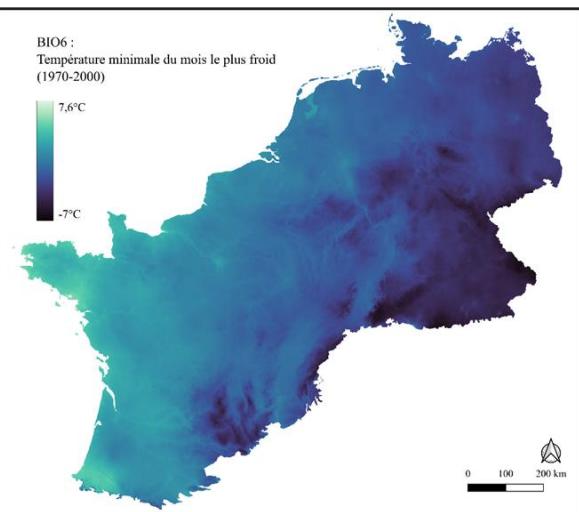


Figure A10. Température minimale du mois le plus froid (BIO6) pour la période 1970-2000.

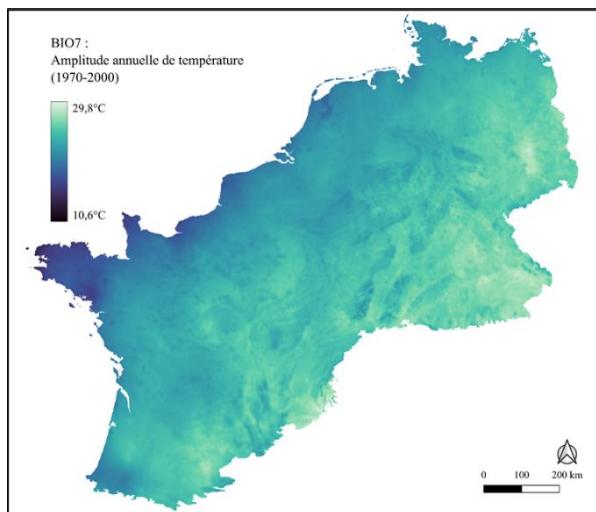


Figure A11. Amplitude annuelle de température (BIO7) pour la période 1970-2000.

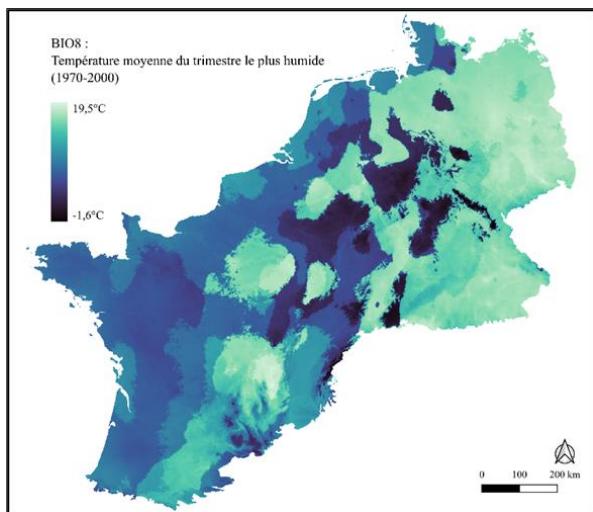


Figure A12. Température moyenne du trimestre le plus humide (BIO8) pour la période 1970-2000.

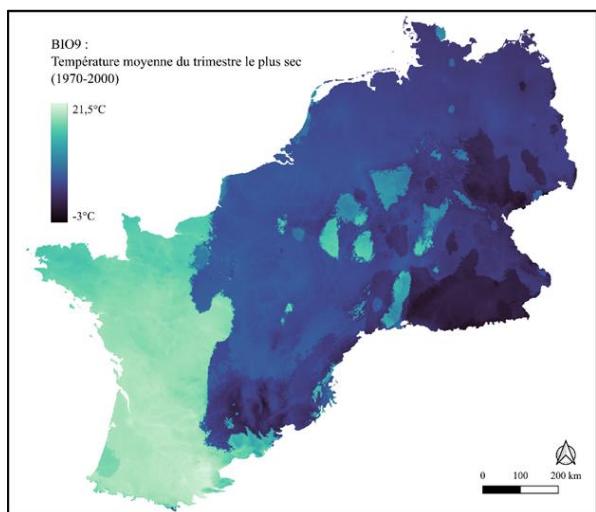


Figure A13. Température moyenne du trimestre le plus sec (BIO9) pour la période 1970-2000.

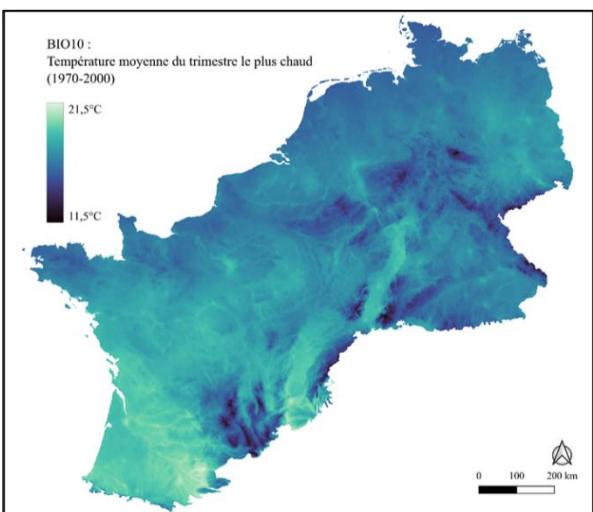


Figure A14. Température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10) pour la période 1970-2000.

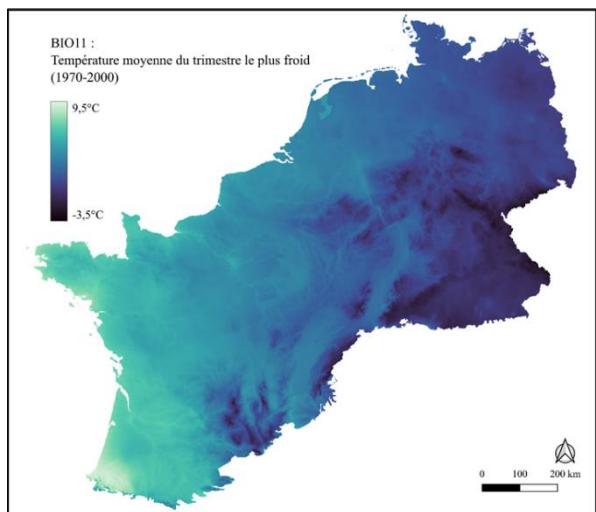


Figure A15. Température moyenne du trimestre le plus froid (BIO11) pour la période 1970-2000.

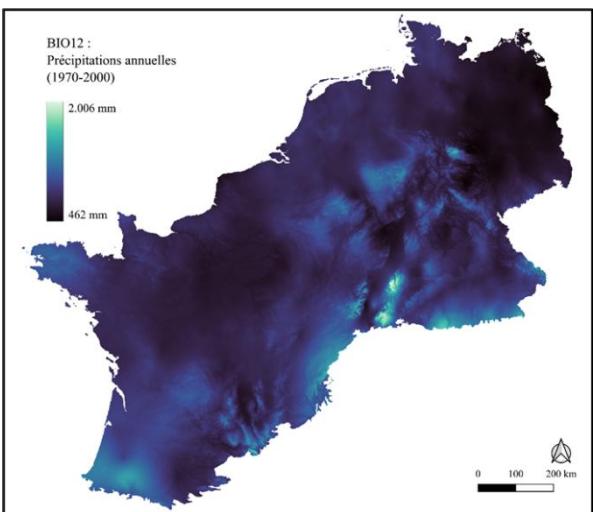


Figure A16. Précipitations annuelles (BIO12) pour la période 1970-2000.

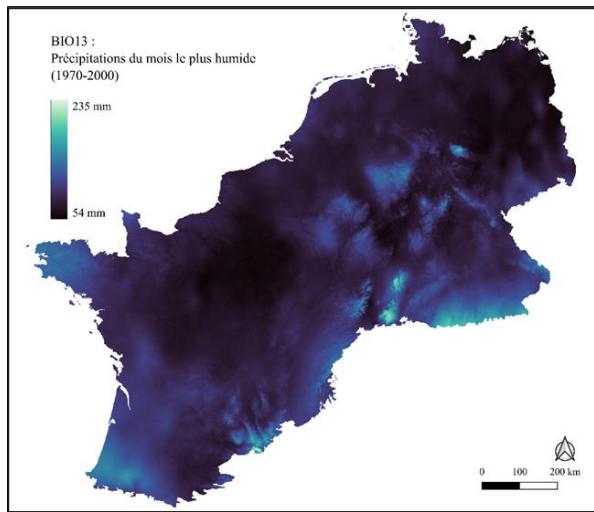


Figure A17. Précipitations du mois le plus humide (BIO13) pour la période 1970-2000.

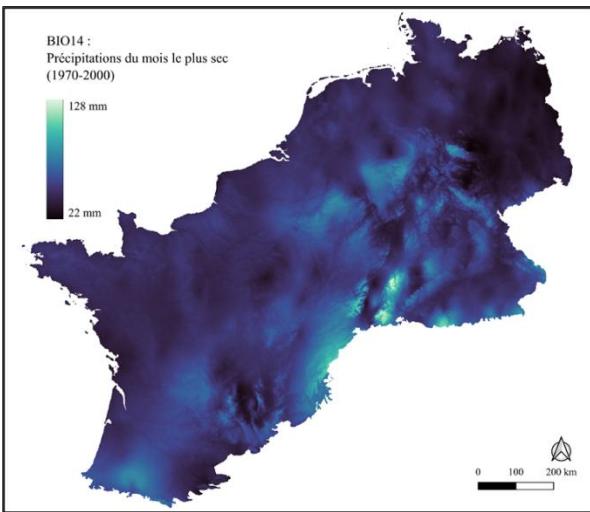


Figure A18. Précipitations du mois le plus sec (BIO14) pour la période 1970-2000.

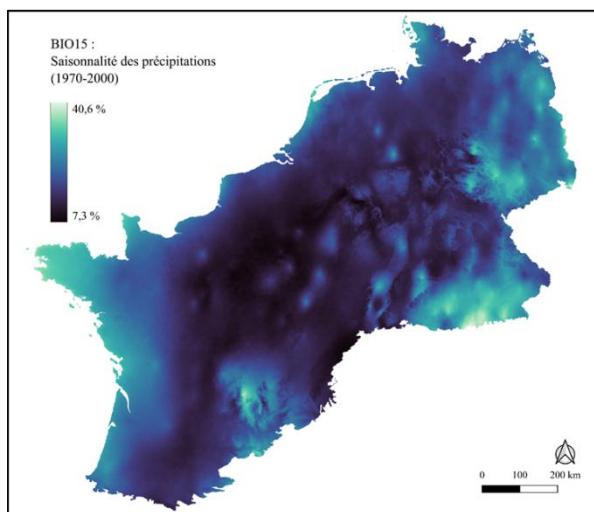


Figure A19. Valeurs de saisonnalité des précipitations (BIO15) pour la période 1970-2000.

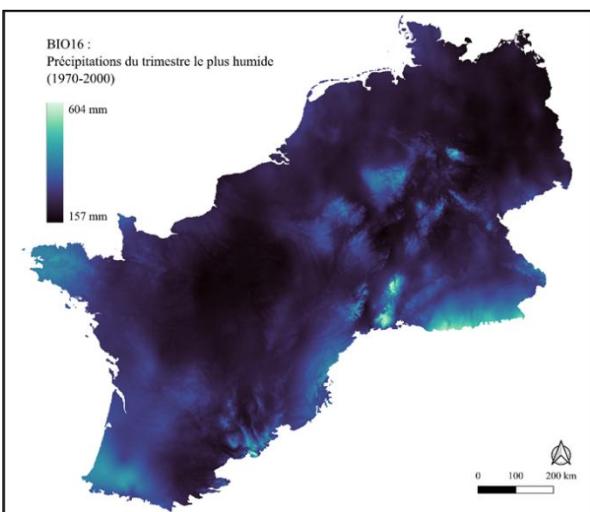


Figure A20. Précipitations du trimestre le plus humide (BIO16) pour la période 1970-2000.

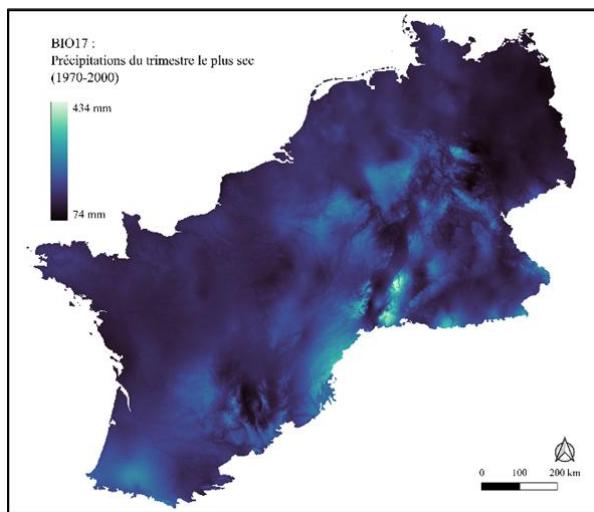


Figure A21. Précipitations du trimestre le plus sec (BIO17) pour la période 1970-2000.

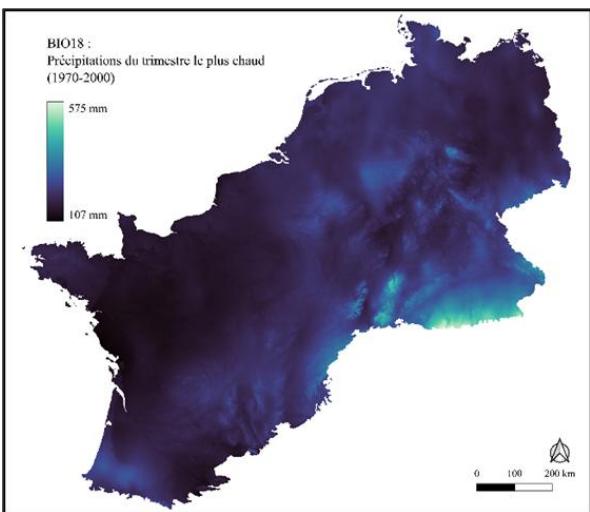


Figure A22. Précipitations du trimestre le plus chaud (BIO18) pour la période 1970-2000.

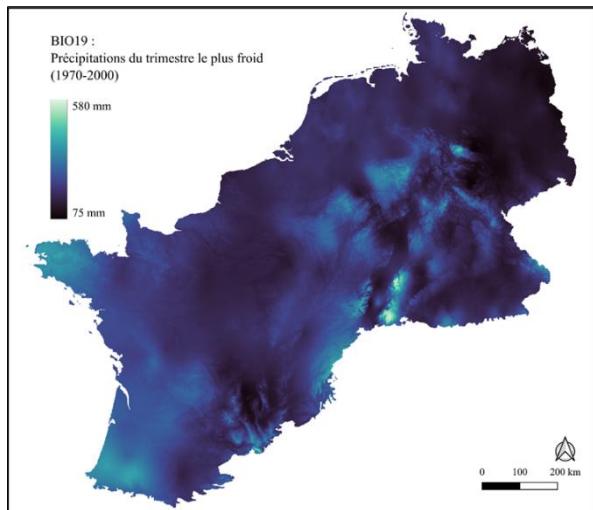


Figure A23. Précipitations du trimestre le plus froid (BIO19) pour la période 1970-2000.

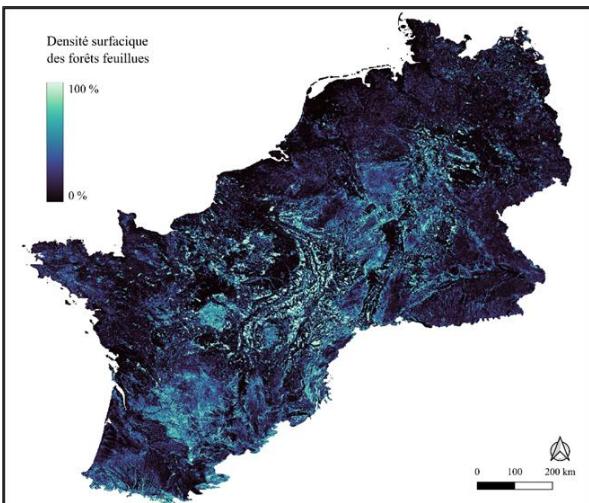


Figure A24. Densité surfacique des forêts feuillées (feuillées d'une hauteur supérieure à 3 mètres).

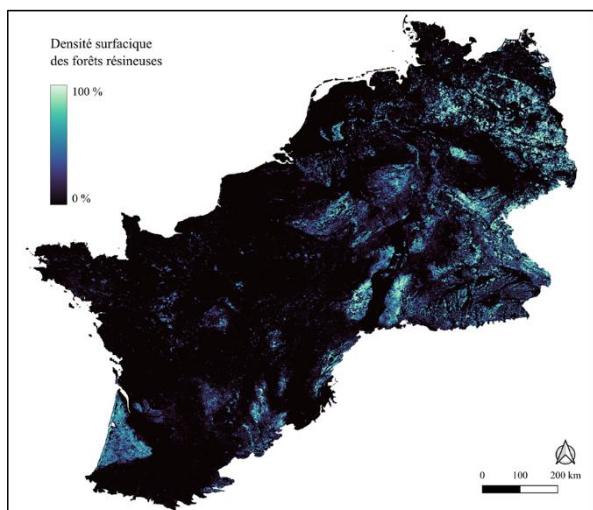


Figure A25. Densité surfacique de forêts résineuses (conifères d'une hauteur supérieure à 3 mètres).

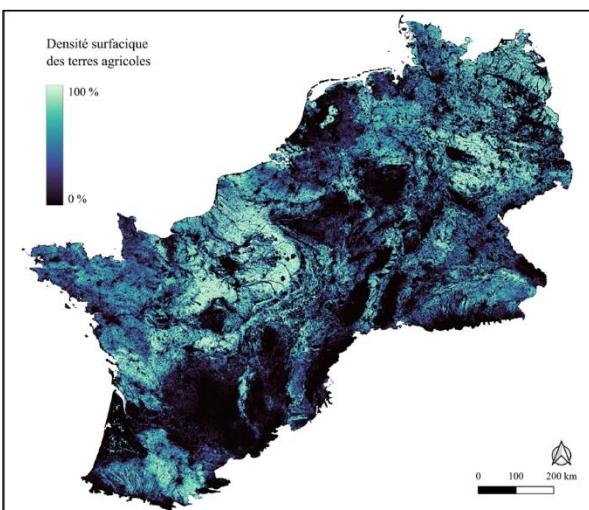


Figure A26. Densité surfacique des terres agricoles (cultures annuelles et couverts herbacés temporaires).

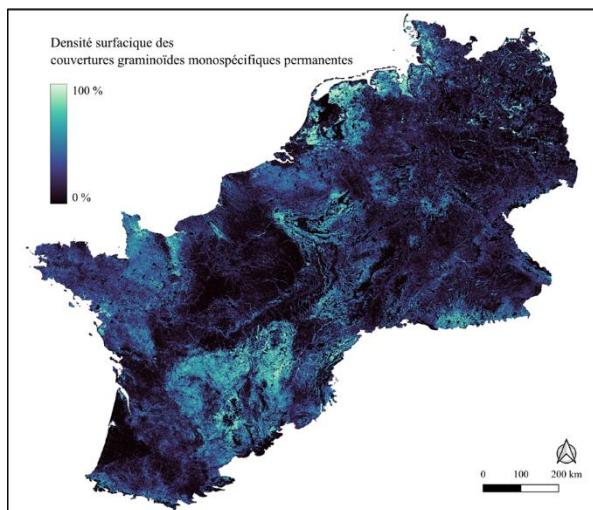


Figure A27. Densité surfacique des couvertures graminoides monospécifiques permanentes (jardins, prés, parcs, etc.).

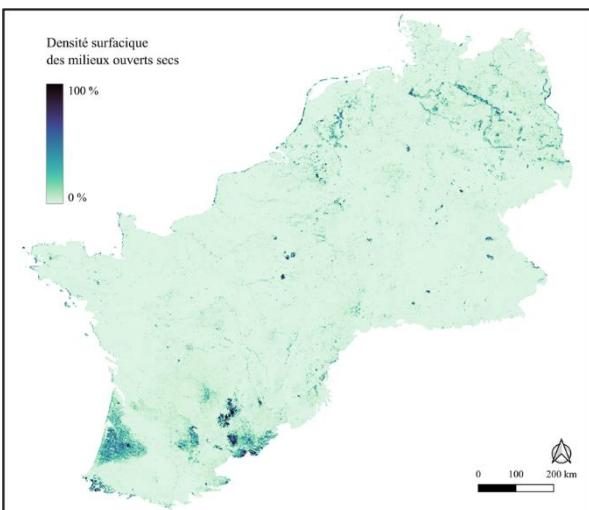


Figure A28. Densité surfacique des milieux ouverts secs (couverts herbacés permanents mélangés à d'autres végétaux non ligneux).

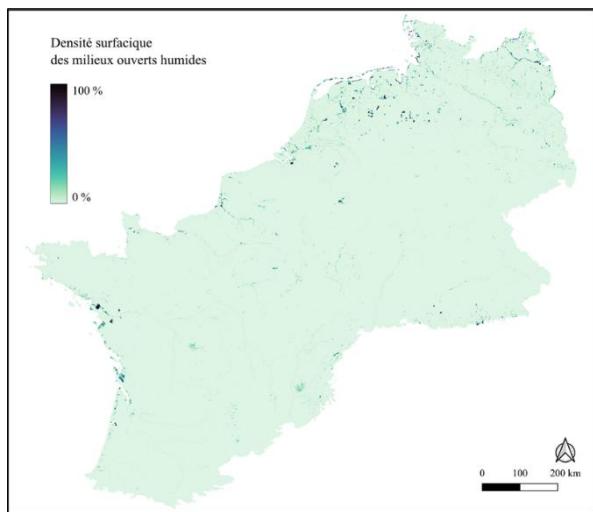


Figure A29. Densité surfacique des milieux ouverts humides (couverts herbacés inondés mélangés à d'autres végétaux non ligneux).

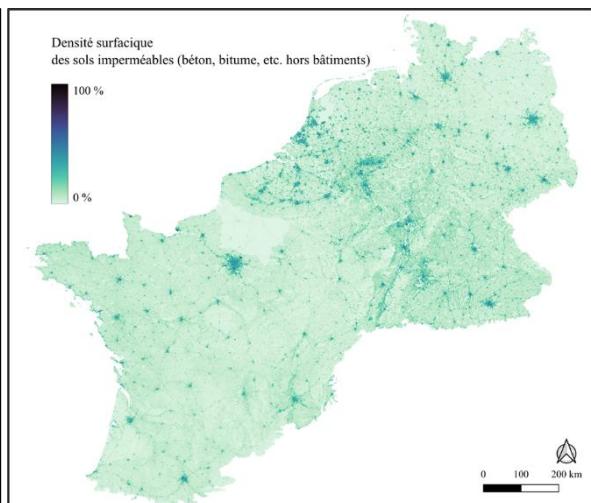


Figure A30. Densité surfacique des sols artificiels (sous-catégorie des sols urbanisés excluant les bâtiments).

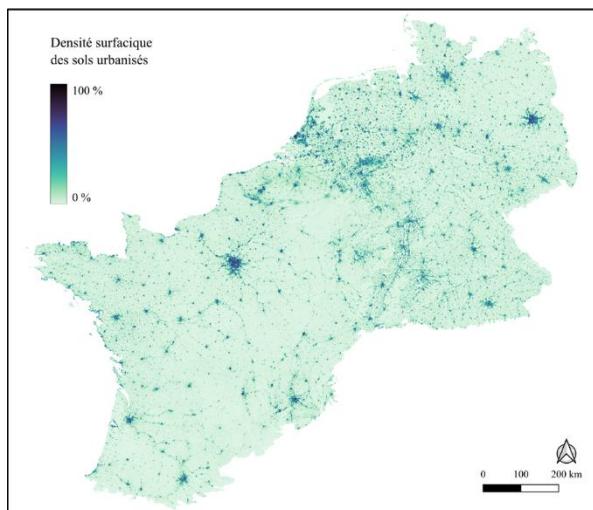


Figure A31. Densité surfacique des sols urbanisés (bitume, béton et bâtiments).

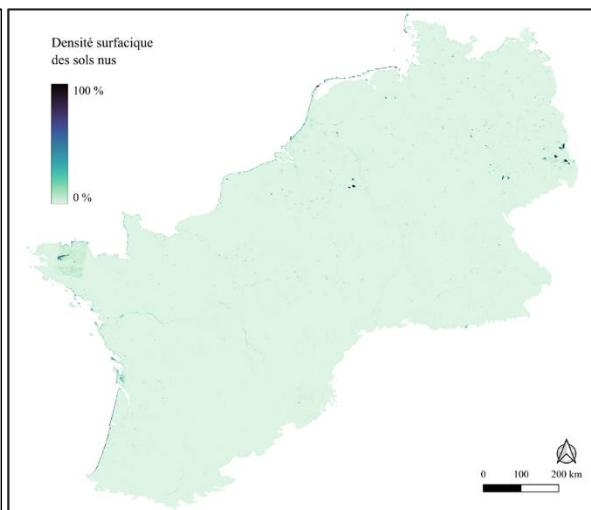


Figure A32. Densité surfacique des sols nus (principalement des carrières).

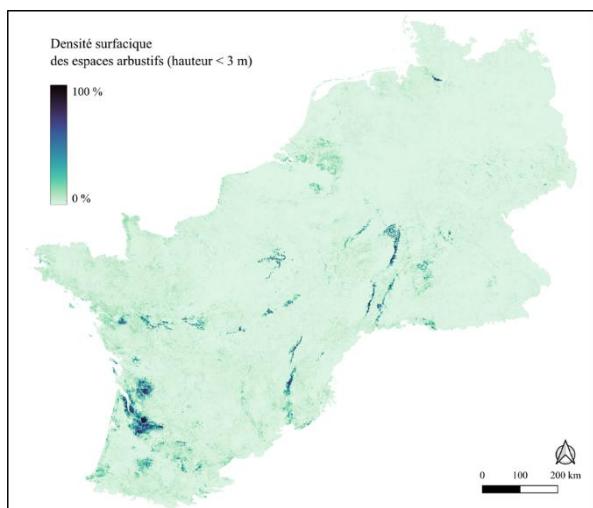


Figure A33. Densité surfacique des espaces arbustifs (lignieux d'une hauteur inférieure à 3 mètres).

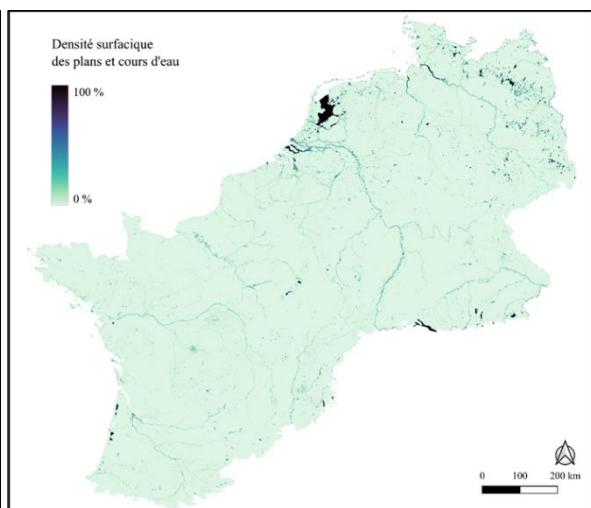


Figure A34. Densité surfacique des plans et cours d'eau.

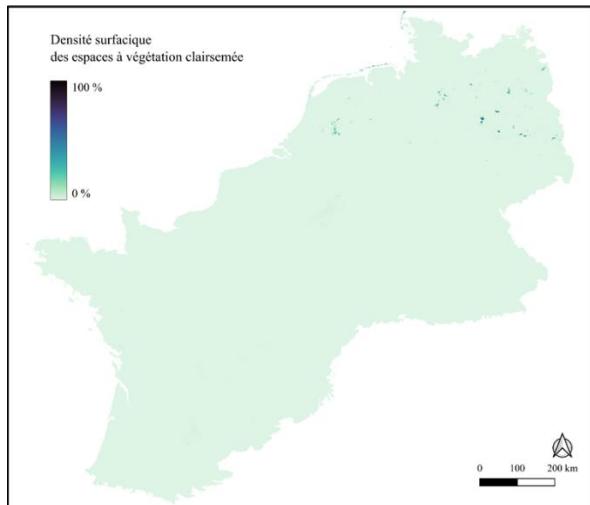


Figure A35. Densité surfacique des espaces à végétation clairsemée (couverture < 15%, coupes et perturbations récentes)