

Loups sans frontières : survie transfrontalière des loups du Parc national de Banff sur trois décennies

Global Ecology and Conservation 24 (2020) e01293



ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Global Ecology and Conservation

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/gecco>



Original Research Article

Wolves without borders: Transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades



Mark Hebblewhite^{a,*}, Jesse Whittington^b

^a Wildlife Biology Program, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, W.A. Franke College of Forestry and Conservation, University of Montana, 32 Campus Drive, Missoula, MT, 59801, USA

^b Parks Canada Agency, Banff National Park, Banff, Alberta, T1L 1K2, Canada

Résumé

Les grands carnivores sont d'importants moteurs écologiques de la dynamique des écosystèmes, lorsqu'ils se produisent à des densités écologiquement efficaces. Ils sont également difficiles à conserver, en particulier, dans les contextes transfrontaliers, tels que le long des frontières des parcs et des zones protégées. Ici, nous avons testé les effets des mouvements transfrontaliers sur la survie de 72 loups gris équipés de collier radio de 1987 à 2018 dans et à côté du parc national de Banff, au Canada. Nous avons adapté le processus de modèle de survie bayésien, aux données de radiotélémétrie connues et testées, pour connaître l'influence des covariables intrinsèques, telles que le sexe et l'âge, la durée et les déplacements en dehors des aires protégées, sur la survie des loups. Nous avons également estimé les causes de mortalité. La survie non paramétrique était de 0,733 (IC à 95% 0,622-0,816), et le modèle de survie bayésien, indiquait, que les loups à l'extérieur du parc, avaient des taux de survie annuels beaucoup plus faibles (0,44, 95% BCI = 0,24-0,65), par rapport aux loups à l'intérieur du parc (0,84, 95% BCI = 0,73-0,91). Le risque de mortalité cumulatif était en moyenne, 6,7 fois plus élevée (odds ratio 95% BCI = 2,2-21,4) pour les loups à l'extérieur du parc, culminant pendant les saisons de chasse et de piégeage d'hiver. Nous avons trouvé une faible preuve, d'une diminution de la survie au fil du temps, contrairement aux modèles prédits par la densité dépendance. Les causes de mortalités bayésiennes, indique que les trois principales sources de mortalité, était le piégeage (taux = 0,080, 36% de la mortalité), suivi de la chasse (0,053, 18%), et de la mortalité routière (0,046, 18%). Étonnamment, nous n'avons trouvé aucune mortalité intraspécifique, et une faible dispersion depuis le parc national Banff. Ce profil démographique s'apparente à d'autres populations exploitées, dans toute l'Amérique du Nord. Alors que nous n'avons pas pu combiner les taux de survie avec la reproduction, pour estimer les tendances de la population, les taux de mortalité globaux dans notre étude sont compatibles avec une population de loups stable. Néanmoins, la stabilité à long terme et l'efficacité écologique des loups était probablement différente à l'intérieur et à l'extérieur des aires protégées, ce qui met en évidence un défi de gestion des carnivores transfrontaliers, exposés à différents régimes de gestion.

DISCUSSION

Nos résultats ont révélé que les loups de Banff, ont connu des taux de survie et des causes de mortalité spécifique, similaires aux populations d'Amérique du Nord. La survie globale était de 0,73, la mortalité d'origine humaine dominant la mortalité connue à l'intérieur et à l'extérieur de Banff (90% de toutes les mortalités connues) et, contrairement à d'autres populations protégées, nous n'avons trouvé aucune mortalité. En effet, le plus grand facteur de risque de notre étude, était de savoir si les loups quittaient

la protection du parc en hiver, pendant saison de chasse et de piégeage sur les terres provinciales adjacentes. Les loups qui ont subi un risque quotidien jusqu'à 12,7 fois plus élevé de mortalité, en particulier par le piégeage, et les risques annuel de mortalité ~ 7 fois plus élevé. Malgré les risques en dehors de Banff, les loups ont également subi une mortalité d'origine humaine à l'intérieur de Banff pour des causes liées aux autoroutes, aux chemins de fer et à la gestion. Notre taux de survie différentiel étaient similaires à ceux des chiens sauvages d'Afrique en voie de disparition (*Lycaon pictus*) où les taux de mortalité et le taux des mortalités naturelles ont augmenté en dehors des aires protégées (Woodroffe et al. 2001 ; 2007).

Nos **taux de survie** étaient similaires à ceux des autres populations récoltées. Par exemple, Cubaynes et al. (2014) ont trouvé que la **survie** des loups dans la population la plus protégée de Yellowstone variait de 0,70 à 0,94 de 1998 à 2008. Dans cette population protégée, la plupart de la mortalité était causée par les loups (~ 40% de tous les taux de mortalité étaient intraspécifiques). En comparaison, il est remarquable que nous n'ayons trouvé zéro cas de mortalité causée par les loups entre eux, dans Banff, **mais une faible mortalité intraspécifique est une caractéristique des populations exploitées** (Adams et al., 2008 ; Webb et al., 2011). Dans une aire de protection transfrontalière similaire au contexte régional, Benson et al. (2014) ont étudié la survie de 147 loups dans le parc Algonquin en Ontario, au Canada, et ont découvert, que la survie des loups a diminué à l'extérieur des zones protégées, tamponnées à mesure que l'accès pour la chasse et le piégeage (route secondaire) augmentait. Pour les loups non-orientaux, la survie était de ~ 0,67-0,72, avec l'essentiel de la mortalité transfrontière causé par la chasse et le piégeage. Smith et coll. (2010) rapportent la survie de 711 loups dans l'Idaho, le Montana et le Wyoming de 1982 à 2004, et ont constaté que la **survie** des loups était 0,75, mais beaucoup plus faible (~ 0,57) pour les loups ciblés pour les conflits avec le bétail. Dans une analyse de suivi de causes de mortalité, Murray et coll. (2010) ont constaté que 80% de toute la mortalité était d'origine humaine, **et que cette mortalité était partiellement compensatoire**. Schmidt et coll. (2017) ont étudié la mortalité transfrontalière de 146 loups sur 22 ans, dans la réserve nationale Yukon-Charley en Alaska, au cours de 2 périodes de contrôle continu des loups à l'extérieur des limites du parc. Basé à la fois sur des loups radio équipés et intégrés à la modélisation de la population, la survie estimée était aussi faible que 0,35-0,45 pour tous les loups, en grande partie à cause des niveaux élevés de mouvements qui ont exposé les loups aux programmes de lutte contre les loups en dehors des terres du NPS. Schmidt et coll. (2017) ont constaté qu'une telle mortalité transfrontalière a entraîné une baisse de la population de loups à l'intérieur de la réserve nationale Yukon-Charley. Ces études confirment que la survie des loups dans notre zone d'étude, était similaire à celle des autres populations de loups exploitées.

Nous n'avons trouvé aucune différence dans les taux de survie spécifiques à l'âge ou au sexe dans Banff, mais nous avons trouvé des preuves faibles pour une augmentation du risque de mortalité au fil du temps. Cette faible tendance allait cependant dans la direction opposée aux tendances de survie qui être motivée par la survie dépendante de la densité. Par exemple, à Yellowstone, Cubaynes et al. (2014) ont signalé une diminution de la survie avec une densité croissante de loups, en grande partie due à la mortalité intraspécifique. En revanche, nous avons constaté une diminution globale de la survie, tant que la densité a augmenté, puis a diminué dans notre étude. O'Neil et coll. (2017) ont trouvé des preuves solides de la **densité dépendance**, sur les taux de survie des loups, dans le nord du Michigan ; la survie était élevée, 0,92, mais a diminué à 0,75 (toujours plus élevée que la nôtre). Le mécanisme de déclin de la survie au Michigan, était augmenté par la récolte et par l'occupation des loups dans les zones exposées à la chasse et au piégeage. Nous pensons que proportionnellement au déclin de la population de wapitis dans Banff (par exemple, Hebblewhite, 2005), certaines meutes de loups ont peut-être passé plus de temps à l'extérieur des limites de l'aire protégée pendant l'hiver, de manière semblable à O'Neil et coll. (2017), augmentant leur risque de mortalité. De plus, lors de la construction de clôtures jumelées à des passages supérieurs pour la faune et les passages inférieurs ont augmenté la connectivité pour la faune (Sawaya et al., 2013), plusieurs mortalités de loups furent générées, lorsque des loups ont traversé des clôtures de bétail sur la route transcanadienne aux carrefours de routes secondaires. Les améliorations continuent de la conception des clôtures routières, associées à des clôtures pour bovins électrifiées, ont le potentiel de réduire la mortalité routière à l'intérieur de Banff.

Malgré le risque accru en dehors de Banff, nos résultats sont cohérents avec une population de loups **stable et récoltée**. Dans un examen des études nord-américaines sur le loup, Fuller et al. (2003) ont généralement constaté que **les taux de croissance de la population de loups, étaient largement stables, lorsque la mortalité d'origine humaine était <30%**. Ce seuil de 30% a été débattu, avec un seuil durable estimé de 26% (Creel et al., 2015) à **près de 50%** dans les grandes populations contiguës (Fuller et al., 2003 ; Mitchell et al., 2016). Une partie du débat porte sur la capacité de reproduction (et de dispersion) des loups à compenser l'augmentation de la mortalité d'origine humaine. Un autre débat concerne la question de savoir si la mortalité d'origine humaine, **compense** la mortalité due à des causes « naturelles » non humaines, telles que la maladie, la famine ou la mortalité intraspécifique. Dans une revue d'études, Adams et al. (2008) ont trouvé peu de preuves de compensation entre la mortalité d'origine humaine et la mortalité naturelle, si la mortalité d'origine humaine est <29%. Dans les terres provinciales adjacentes de l'Alberta, Webb et al. (2011) ont rapporté que la survie de > 1 an de 84 loups, était de 0,62 et que la mortalité par piégeage (0,22) était deux fois celle de la mortalité par chasse (0,12). **Mais quand Webb et al. (2011) ont examiné les données démographiques sur la reproduction, ils ont conclu que la récolte de loup était en grande partie équilibrée avec la reproduction.** Conformément à d'autres populations exploitées, ils n'ont également trouvé aucune mortalité causée par le loup. Callaghan (2002) a rapporté une taille médiane de portées d'environ 5,2 petits / meute de 1989 à 2011, similaire à Webb et al. (2011) qui ont rapporté 5,6 petits / meute, comme suffisants pour équilibrer la mortalité. De plus, les loups entièrement à l'intérieur du parc, avaient des taux de survie élevés, même si la densité des proies était relativement faible. Par contre, les loups en dehors de Banff, se trouvaient dans une zone avec une densité de proies plus élevée (Webb et al., 2011), ce qui a probablement influencé la recolonisation des loups, les taux de reproduction, les taux de survie des petits et leur capacité à se remettre d'hivers à forte mortalité. De plus, la stabilité à long terme du piégeage, sur la plupart des terrains de piégeage en Alberta (Robichaud et Boyce, 2010), combinée à une gestion de l'espèce en Alberta à proximité de Banff (Bassing et al., 2018) suggère que les niveaux de mortalité d'origine humaine, observés dans notre étude, sont cohérents avec une population de loups **stable**.

Malgré cela, il est à noter que les loups transfrontaliers dans le plus ancien parc national du Canada, font face à des niveaux élevés de mortalité, liés à la chasse et au piégeage. Les meutes de loups avec des domaines vitaux entièrement à l'intérieur de Banff, avaient des taux de survie annuels élevés, proches de ~ 0,84, avec une structure de meute relativement stable, qui correspond au mandat de Parcs Canada, de donner la priorité à l'intégrité écologique (gouvernement de Canada, 2000). Des niveaux élevés de prélèvement, sur des meutes de loups transfrontières et non protégées peuvent ne pas menacer la viabilité à long terme de la population de loups au sens large. Cependant, des taux de mortalité élevés des loups transfrontalier, pourraient affecter l'intégrité écologique des zones protégées adjacentes. **Premièrement, les taux de mortalité élevés des loups transfrontaliers, pourraient créer une dynamique de population source-puits le long des montagnes Rocheuses canadiennes** (Webb et al., 2011 ; Cullingham et al., 2016). Nos taux de dispersion (3 loups sur 72) étaient inférieurs aux taux de dispersion des loups immédiatement vers le nord (0,25, Webb et al., 2011) et à la proportion de loups qui se dispersent le long des montagnes Rocheuses, dans l'ouest des États-Unis (10%, Jimenez et al., 2017). Une certaine dispersion peut avoir été inclus dans la censure, mais de toute façon, notre dispersion reste faible. Ainsi, les niveaux élevés de mortalité limitent probablement le rôle de population **source** de l'aire protégée, compatible avec aucune preuve de flux de gènes directionnel hors de Banff, Cullingham et coll. (2016). Deuxièmement, les taux élevés de mortalité que nous rapportons, suggèrent que la structure d'âge est probablement plus proche de celle des populations récoltées vers des âges plus jeunes. Des études à Yellowstone, démontrent des effets importants de l'âge sur les capacités des loups à prédater, au succès reproductif et la stabilité de la meute, qui peuvent affecter l'efficacité écologique des loups. Par exemple, les grands loups mâles de plus de 5 ans, étaient particulièrement importants pour le succès des attaques dans Yellowstone (MacNulty et al., 2012 ; Stahler et al., 2013).

Les loups juvéniles peuvent être plus sensibles au piégeage que les adultes (Webb et al., 2011), mais les 8 loups piégés dans notre étude, avaient au moins un an. De plus, de grandes meutes avec plusieurs grands loups réussissaient souvent mieux à attaquer et à maîtriser des grandes espèces de proies, telles que le bison (*Bison bison*). Et les grosses meutes, étaient plus susceptibles d'avoir plusieurs portées, pour se prémunir contre les effets négatifs de la perte d'un reproducteur, si la femelle reproductrice est soumise à la récolte pendant la saison de reproduction hivernale (Brainerd et al., 2008). Ces effets subtils des prélèvements de loups, peuvent réduire l'efficacité écologique (par exemple, l'ampleur de leur prédation sur les ongulés ; Soule et al., 2003) des loups à l'intérieur de Banff. **Des études antérieures ont clairement démontré un rôle clé de voûte de la prédation par les loups dans Banff**, dans la structuration de la dynamique des populations d'ongulés (Hebblewhite, 2005), les relations entre la guildes des prédateurs (Hebblewhite et Smith, 2010) et dans la **restauration de la végétation** comme le tremble et le saule (Hebblewhite et al., 2005). Pour ces raisons, une attention supplémentaire aux effets démographiques et **écosystémiques** d'une récolte transfrontière dans Banff peut être justifiée.

Il est difficile de lutter contre la mortalité transfrontière des grands carnivores, en raison des difficultés de conciliation des paradigmes de gestion, des politiques et des pressions sociales dans les parcs et les terres hors parc du monde entier (Hebblewhite, 2007 ; Smith et al., 2016 ; Woodroffe et Ginsberg, 2001). Les accords de gestion transfrontalière ailleurs, fournissent un éventail des options, allant du statu quo à une protection accrue des loups. Dans les parcs nationaux de Yellowstone et Glacier au Montana, les agences étatiques et fédérales, sont parvenues immédiatement à un compromis sur un système de quotas de 2 loups / unité de gestion sur les terres de l'État adjacentes aux limites du parc (Smith et al., 2016). Dans le parc provincial Algonquin, une zone tampon de la largeur d'un canton protège les loups rouges de l'Est (*C. lycaon*), en voie de disparition, du piégeage et de la chasse. Ce tampon a aidé à inverser les menaces génétiques pesant sur l'espèce, et a renforcé la survie (Benson et al., 2014). Compte tenu des saisons ouvertes et très libérales sur les loups dans la plupart des régions du Canada, d'autres options pourraient impliquer des limites d'espace et / ou de temps, sur la mortalité par chasse ou piégeage. La figure 1 suggère que ces quotas spatio-temporels pourraient être efficaces s'ils étaient mis en œuvre dans une petite zone. Néanmoins, il est également vrai, qu'une telle gestion dépend en fin de compte des objectifs et des buts sociétaux, et ces approches sont souvent controversées dans les limites du parc.

Bien entendu, il y a un certain nombre de considérations lors de l'interprétation de nos résultats. Malgré la longue période de notre étude, étant donné la nature difficile de l'étude des loups, la taille des échantillons de loups équipé de collier radio était modeste. Cela peut avoir obscurci les effets biologiques, tels que les différences d'âge ou de sexe dans la survie. Des études antérieures sur la survie des loups portaient sur une taille d'échantillon similaire de ~ 30 à 711 (Smith et al., 2010). Pourtant, l'ampleur de l'effet de survie transfrontière était forte et cohérente avec des études antérieures (Benson et al., 2014 ; Schmidt et al., 2017 ; Thurber et al., 1994), confirmant notre interprétation. Les analyses Bayésiennes se prêtent bien à de modestes ensembles de données, mais les analyses fréquentistes ont fourni une confirmation supplémentaire, du fort gradient de survie transfrontière. Les différences au fil du temps, dans les approches de surveillance entre VHF et GPS fournis un défi que nous avons résolu avec des règles de censure d'intervalle restrictives, lorsque les animaux ont passés > 30 jours sans surveillance, qui devrait effectivement remédier à la confusion entre des destins inconnus et des causes de mortalité spécifiques (DeCesare et al., 2016). Le plus grand défi pour interpréter nos résultats est le manque de données sur la reproduction, avec lesquelles mettre nos taux de survie en perspective. Avec une surveillance à long terme des dénombrements des meutes et des données de reproduction disponibles, grâce à une approche rentable de piégeage par caméra à distance, de nouvelles approches telles que la modélisation intégrée de la population (Schmidt et al., 2017) pourrait fournir ce contexte pour la gestion transfrontalière à l'avenir.

Néanmoins, nos résultats étaient cohérents avec les loups dans et à proximité de Banff fonctionnant essentiellement comme une population de loup récoltée, dont la démographie s'apparente aux populations exploitées d'Amérique du Nord. Le risque annuel de mortalité était d'environ 7 fois plus

élevé pour les loups hors Banff, en raison du piégeage et de la chasse. Les loups au sein de Banff, ont continué de mourir de sources humaines le long des corridors de transport (routes et voies ferrées) et aux défis plus récents liés au conditionnement des aliments. Comment ces niveaux de mortalité influent sur l'efficacité écologique des loups, n'est pas clair (Soule et al., 2003), mais des études futures pourraient envisager d'évaluer les effets de ces taux de mortalité, sur la démographie des loups et l'intégrité écologique.