

La dynamique source/puit favorise la persistance des loups dans les paysages modifiés par l'homme : aperçu d'une surveillance à long terme

Biological Conservation 256 (2021) 109075

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

ELSEVIER

Policy analysis

Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: Insights from long-term monitoring

Mónia Nakamura^{a,b,*}, Helena Rio-Maior^{a,b,1}, Raquel Godinho^{a,b}, Francisco Petrucci-Fonseca^{c,d}, Francisco Álvares^a

Check for updates

Résumé

Les études de suivi à long terme évaluant la dynamique des populations de loups sont rares, en particulier dans les paysages à dominante humaine du sud de l'Europe. Dans ce travail, nous estimons les paramètres démographiques du loup dans le nord-ouest du Portugal en nous basant sur une approche multi-méthodologique sur 20 ans divisée en deux périodes (période A : 1996-2005 ; période B : 2007-2016). La période B tire profit des améliorations méthodologiques des enquêtes sur les loups, comme la télémétrie GPS et l'utilisation d'échantillons génétiques non invasifs, pour signaler les événements de dispersion et identifier les meutes **sources** et les meutes **puits**. La taille annuelle moyenne de la population était de $27,0 \pm 2,1$ (SE ; fourchette 13-43) individus, avec 2 à 6 meutes annuelles et une densité moyenne de $1,7 \pm 0,1$ loups/100 km². La population présentait un taux de croissance de $4,2 \pm 7,6$ %, avec une tendance à la baisse (période A, -8 ± 9 %) suivie d'une reprise (période B, 16 ± 11 %), principalement due à l'extinction locale et au rétablissement de meutes **puits**. La taille moyenne des meutes était de $6,2 \pm 0,3$ individus, avec un maximum de 16 individus, la valeur la plus élevée rapportée pour les loups ibériques. Au cours de la période B, le pourcentage de disperseurs détectés dans cette population était de 11 % et la distance moyenne de dispersion était de $24,8 \pm 1,2$ km. Les meutes principales ont montré une persistance de groupe, un succès de reproduction et une taille moyenne de meute plus élevée par rapport aux meutes **puits**. Les résultats suggèrent une dynamique **source-puits** dans cette population, avec quelques meutes principales favorisant le maintien et le rétablissement des meutes **puits** par le biais d'un processus de « **tremplin** ». Nos résultats fournissent une vue d'ensemble de la dynamique des populations de loups dans les paysages dominés par l'homme et renforcent l'idée que la gestion et la planification de la conservation des loups doivent prendre en compte les tendances démographiques basées sur des études à long terme, ainsi que la dynamique spatiale des traits démographiques entre les meutes.

1. INTRODUCTION

La conservation des espèces qui affectent directement les activités humaines en entrant en compétition pour les ressources est un défi et nécessite des approches multiformes couvrant les

questions biologiques, sociopolitiques et économiques (Treves et Karanth, 2003). Les grands carnivores font l'objet d'une attention particulière à cet égard, car ils s'attaquent souvent au bétail, ce qui entraîne des conflits entre l'homme et la faune sauvage, ainsi que leur contrôle légal ou leur abattage illégal (Treves et Karanth, 2003 ; Woodroffe et Redpath, 2015). La dynamique au niveau de la population est un élément clé pour développer des actions de gestion adaptées et efficaces, en particulier pour les espèces sensibles à une persécution humaine intense (Fuller, 1995). Le suivi systématique sur des périodes de plus d'une décennie n'est pas une pratique courante pour les grands carnivores, probablement parce qu'il nécessite un investissement important en ressources humaines, en temps, en fonds et en protocoles standardisés pour garantir la comparabilité sur de longues périodes (Boitani et Powell, 2012). Pourtant, quelques études à long terme disponibles sur les grands carnivores ont suivi les paramètres démographiques en se concentrant sur les zones à faible présence humaine en Amérique du Nord et en Europe centrale et septentrionale (Benson et al., 2015 ; Mech, 2005, 1995 ; Nowak et Mysłajek, 2016 ; O'Neil et al., 2017 ; Peterson et al., 1984 ; Smith et al., 2017 ; Wabakken et al., 2001). Cependant, de telles études et la compréhension de la dynamique des populations qui en découle font défaut pour la plupart des populations de grands carnivores, en particulier dans les paysages à forte interférence humaine, comme l'Europe du Sud.

La dynamique des populations et le risque d'extinction des loups (*Canis lupus*) sont largement affectés par la disponibilité des proies, les taux de mortalité et le recrutement (Fuller, 1989 ; Mech et Boitani, 2003). Le recrutement se fait par la reproduction ou la dispersion (immigration) (Fuller, 1989 ; Hayes et Harestad, 2000) et son taux est très variable et dépend de la dynamique **source-puits** (Fuller et al., 2003 ; Loreau et al., 2013 ; Pulliam, 1988). Dans les zones sources ou centrales, les taux de reproduction ou d'immigration dépassent les taux de mortalité de sorte que les individus émigrent vers de nouvelles aires de répartition, tandis que dans les zones puits, les taux de mortalité ou d'émigration dépassent les niveaux de reproduction ou d'immigration nécessaires au maintien ou à l'augmentation d'une population (Elmhagen et Angerbjorn, 2001 ; Howe et al., 1991 ; Minnie et al., 2018 ; Pulliam, 1988). Par conséquent, le rôle de la dynamique **source-puits** entre des meutes voisines peut être particulièrement pertinent dans les paysages hétérogènes dominés par l'homme, où les populations de loups peuvent subir une persécution humaine intense et parcellaire, étant particulièrement sensibles aux extinctions locales de meutes ou aux déclin de population.

L'évaluation de la dynamique **source-puits** dans les populations de loups nécessite l'estimation des différences de densité, de survie, de reproduction et de dispersion entre les habitats (Donker et Krebs, 2012), ainsi que la collecte de données à long terme sur les traits démographiques et l'évaluation du rôle de la dispersion dans la colonisation et le maintien de la population (Gese et Mech, 1991). La dispersion des loups, les événements de recolonisation et la structure des meutes ont été étudiés à l'aide de différentes combinaisons de méthodologies, telles que la télémétrie de loups munis de colliers et les méthodes moléculaires non invasives (par exemple Blanco et Cortes, 2007 ; Gese et Mech, 1991 ; Kojola et al., 2009 ; Lucchini et al., 2002 ; Marucco et al., 2011). Cependant, la plupart des études disponibles sur la dynamique des populations de loups, en particulier en Europe, utilisent un nombre limité d'approches méthodologiques qui peuvent entraver la collecte de données à travers différentes conditions écologiques ou niveaux d'interférence humaine dans le paysage (Jędrzejewska et al., 1996 ; Marucco et al., 2011 ; Nowak et al., 2008 ; Nowak et Mysłajek, 2016).

L'une des plus grandes populations de loups persistant en Europe est située dans le nord-ouest de la péninsule ibérique, qui est estimée à >2000 individus comprenant >350 meutes réparties sur

environ 140 000 km² (MAGRAMA, 2016 ; Pimenta et al., 2005). Au cours des dernières décennies, cette aire de population a une tendance à l'augmentation en Espagne alors qu'elle reste stable au Portugal (Alvares et al., 2015 ; Chapron et al., 2014), bien qu'en accord avec Grilo et al. (2018) un habitat approprié pour l'expansion de l'aire de répartition soit disponible. Le Portugal soutient deux populations de loups : une plus grande (≈ 51 meutes) située au nord du fleuve Douro (nord du Portugal) en continuité avec l'aire de répartition des loups en Espagne, et une autre plus petite (≈ 6 meutes) au sud du fleuve Douro (centre du Portugal), qui est isolée du reste de la population de loups ibériques (Alvares et al., 2015 ; Pimenta et al., 2005). Malgré la grande mobilité des loups, les études précédentes sur les loups ibériques suggèrent des taux et des distances de dispersion réduits, ainsi que des niveaux élevés de structure de population (Blanco et Cortes, 2007 ; Rio-Maior et al., 2016 ; Silva et al., 2018).

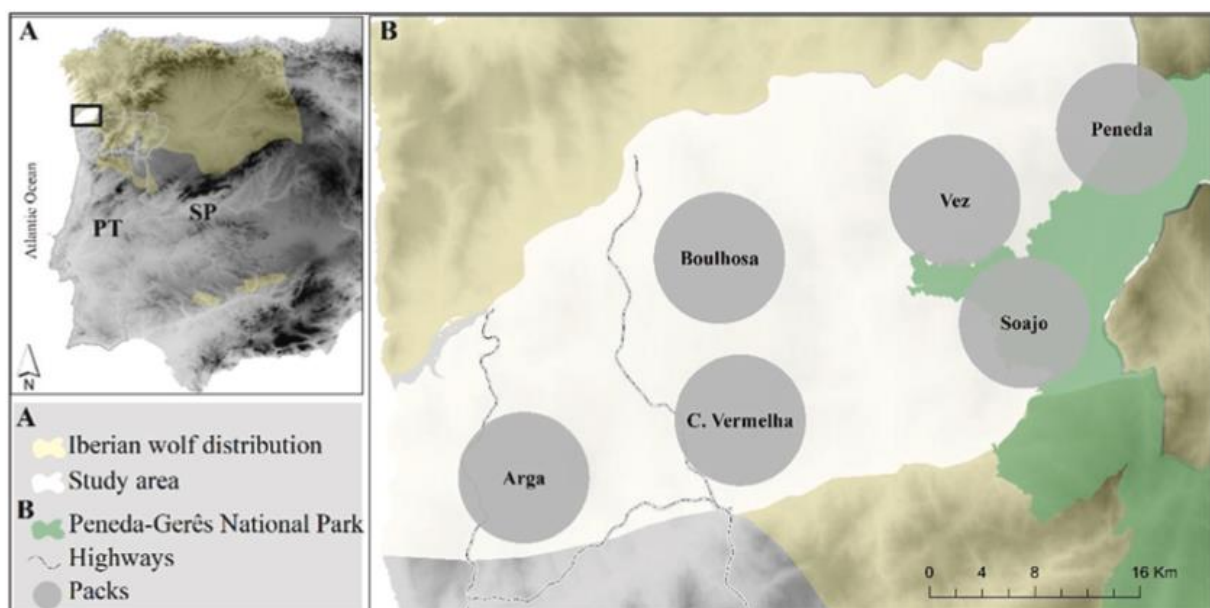
Les loups de la péninsule ibérique sont inclus dans la Convention de Berne (Annexe II), la CITES et la Directive Habitats (92/43/CEE), et sont soumis à différents régimes de protection. En Espagne, en fonction de chaque région autonome, les loups sont gérés depuis la chasse ou l'abattage administratif jusqu'à la protection totale, tandis qu'au Portugal, ils sont totalement protégés par la loi depuis 1988 et figurent dans la catégorie "En danger" dans le livre rouge portugais (Cabral et al., 2005). Les études basées sur le suivi de la population de loups ibériques, tant à l'échelle nationale que régionale, ont été limitées à quelques années et recourent principalement à la détection gestuelle, visuelle et acoustique des loups (Blanco et al., 1992 ; Blanco et Cortes, 2007 ; Eggermann et al., 2011 ; Llana et al., 2005 ; Pimenta et al., 2005). Le manque d'études portant sur la dynamique des populations de loups est particulièrement critique car le loup ibérique persiste dans des paysages terrestres hautement hétérogènes et modifiés par l'homme, montrant une forte dépendance trophique envers les animaux domestiques et faisant face à des menaces telles que la persécution humaine, la perturbation de l'habitat et la rareté des proies naturelles (Blanco et al., 1992 ; Eggermann et al., 2011 ; Hindrikson et al., 2017 ; Pimenta et al., 2018 ; Rio-Maior et al., 2019). Ces preuves soulignent le besoin d'informations scientifiques concernant la dynamique des populations de loups ibériques, basées sur un suivi à long terme, qui peuvent ensuite soutenir des actions de gestion et de conservation adéquates.

Dans cette étude, nous examinons la dynamique de la population de loups à partir d'une étude de suivi menée dans le nord-ouest du Portugal pendant 20 ans et en recourant à différentes méthodologies, afin d'atteindre les objectifs suivants : i) estimer la taille, la densité et les taux de croissance de la population dans le temps ; ii) estimer la persistance de la meute, le succès de la reproduction, la taille des meutes et le rapport des sexes ; iii) évaluer les modèles de dispersion entre les meutes ; et iv) identifier les meutes principales et les meutes secondaires. Cette étude profite d'une approche de suivi à long terme pour caractériser la dynamique de la population de loups et pour détecter les variations annuelles détaillées des estimations de population. Cette approche devrait fournir une analyse complète de la dynamique spatiale entre les meutes en tant que sources d'individus pour soutenir une population de loups à l'échelle régionale. Par conséquent, sur la base de nos résultats, nous discutons des implications pratiques en matière de gestion et de conservation pour assurer la persistance des loups dans les paysages dominés par l'homme.

2. METHODES

2.1. Zone d'étude

Cette étude a été réalisée dans le nord-ouest du Portugal, comprenant environ 1600 km² situés à la frontière occidentale de l'aire de répartition du loup ibérique (Fig. 1). La zone d'étude couvre la population de loups de l'Alto Minho, définie par Silva et al. (2018) comme un cluster génétique distinct avec des preuves limitées d'échange d'individus avec d'autres populations de loups voisines, tant au Portugal (Tras-os-Montes Est) qu'en Espagne (Galice Ouest). Le climat est tempéré atlantique avec une forte influence océanique caractérisée par une saisonnalité marquée, avec des étés chauds et des hivers pluvieux avec peu d'enneigement (amplitude de la température moyenne mensuelle : 6,3°C-21,7°C ; AIPM, 2014 ; précipitations moyennes annuelles : 1357 mm ; APA, 2014). L'altitude varie de 180 m à 1416 m asl, et le paysage est très hétérogène avec des zones de faible altitude et des vallées fluviales occupées par des établissements humains et des terres agricoles, tandis que les zones montagneuses sont principalement constituées de broussailles, de parcelles de forêt de chênes (*Quercus spp.*) et de plantations forestières. Cette zone est caractérisée par une forte densité humaine (107,7 habitants/km² ; PORDATA, 2014) avec des établissements humains dispersés, et une forte densité routière (1,60 km/km² de routes pavées ; INE, 2014), dont trois autoroutes qui traversent la moitié ouest de la zone d'étude (Fig. 1). Les loups se nourrissent principalement d'animaux d'élevage en pâturage extensif tels que les bovins, les chevaux, les chèvres et les moutons, comprenant jusqu'à 80 % du régime alimentaire des loups (Alvares, 2011). Le sanglier (*Sus scrofa*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) sont les principales proies sauvages disponibles pour les loups représentant jusqu'à 15% du régime alimentaire des loups (Alvares, 2011 ; Vingada et al., 2010). La prédation intense des loups sur les animaux domestiques entraîne des conflits majeurs avec les propriétaires de bétail incitant à la persécution illégale envers les loups, même si les pertes causées par les loups sont entièrement compensées par les autorités nationales au Portugal (Alvares et al., 2015 ; Barroso et al., 2016 ; Pimenta et al., 2018). **Le braconnage a causé la mort de 47 % des loups munis de colliers GPS suivis dans la zone d'étude au cours de la période 2007-2017** (Rio-Maior et al., 2018).



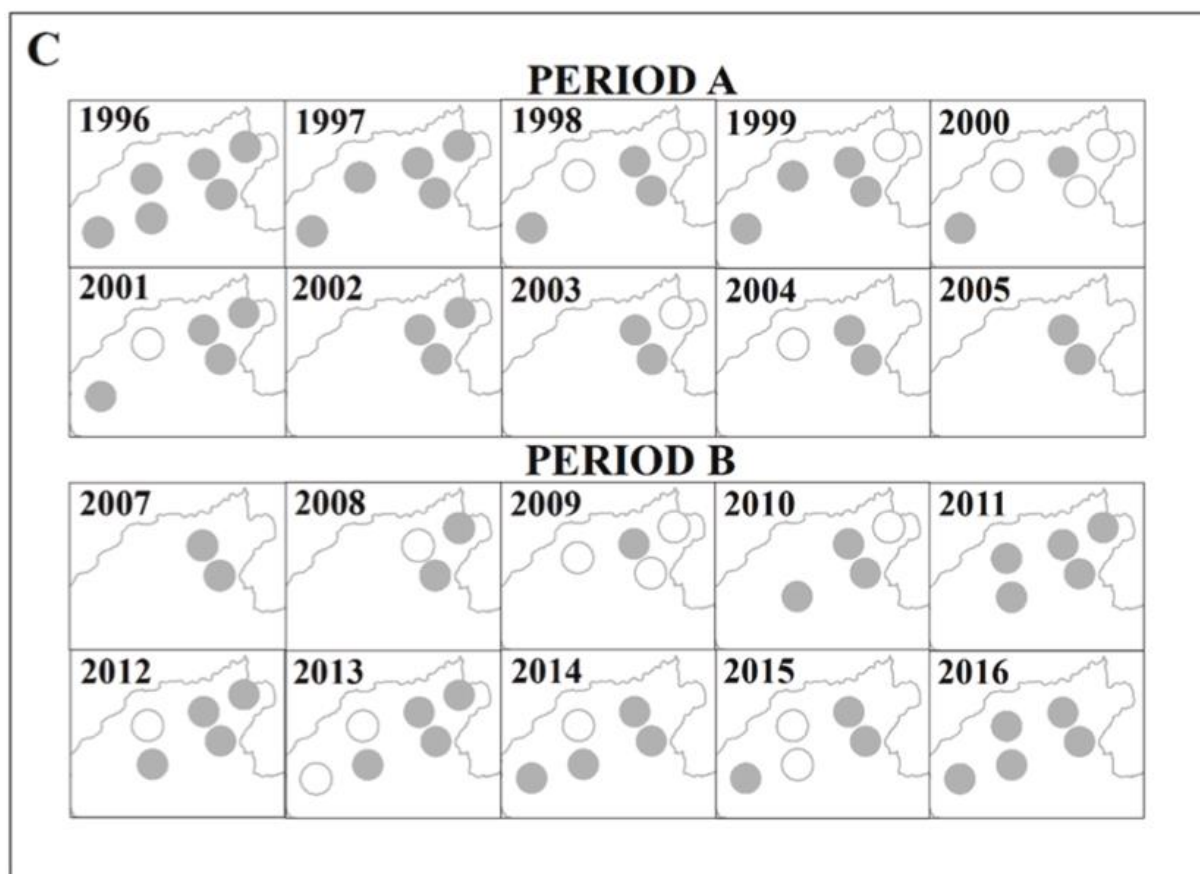


Fig. 1. A) Localisation de la zone d'étude dans le nord-ouest du Portugal par rapport à la distribution des loups dans la péninsule ibérique. B) Zone d'étude avec l'emplacement des meutes détectées et d'autres caractéristiques, notamment le parc national de Peneda-Geres, les autoroutes et l'altitude. C) Résultats annuels pour la période A (1996-2005) et la période B (2007-2016) concernant la détection de meutes sans reproduction (cercles blancs) et avec reproduction (cercles gris)

3. RESULTATS

3.1. Paramètres de la population

La taille de la population estimée à partir des comptages minimaux était en moyenne de $27,0 \pm 2,1$ (SE) loups par an pendant l'été-automne (période A : $25,2 \pm 2,4$, fourchette 14-40 ; période B : $28,7 \pm 3,3$, fourchette 12-43 ; Fig. 2), ce qui correspond à une densité moyenne globale de loups de $1,7 \pm 0,1$ loups/100km² (période A : $1,6 \pm 0,2$ loups/100km², fourchette 0,9-2,5 ; période B : $1,8 \pm 0,2$ loups/100km², fourchette 0,7-2,0). Les tailles de population n'étaient pas significativement différentes entre les périodes d'échantillonnage ($\chi^2(15) = 14$, $p = 0,526$; voir également le tableau C2 de l'annexe C pour les estimations de population). En utilisant le modèle de capture-recapture pour les individus identifiés de façon moléculaire pendant la période B, nous avons obtenu une estimation annuelle de la taille de la population selon l'ELM de $31,1 \pm 3,9$ individus (IC 95 % : 23,7-43,4) (voir aussi le tableau C1 de l'annexe C). Nous n'avons détecté aucune différence statistique entre les estimations annuelles de la taille de la population pendant la période B obtenues à partir des dénombrements minimaux et de la capture-recapture de l'échantillonnage non invasif ($W = 36$, $p = 0,123$). La moyenne annuelle globale du taux d'accroissement fini (λ) de cette population de loups était de $1,042 \pm 0,076$ (taux de croissance : $4,2 \pm 7,6$ %). Les deux périodes présentaient une oscillation régulière de λ sans différences statistiques entre elles ($\chi^2(16) = 17$, $p = 0,386$), bien que la période A ait montré une tendance globale à la baisse ($\lambda = 0,92 \pm 0,09$; taux de croissance : -8 ± 9 %) tandis que la période B présentait une tendance à la hausse ($\lambda = 1,16 \pm 0,11$; taux de croissance : 16 ± 11 % ; figure 2).

Au cours de la période B, le nombre moyen d'individus détectés par an par les méthodes de terrain était de $27,7 \pm 3,2$ (fourchette 12-40) et par les méthodes moléculaires était de $23,7 \pm 3,2$ (fourchette 11-43), ce qui correspond, respectivement, à une moyenne de $96,3 \pm 1,6 \%$ (fourchette 88-100 %) et $83,8 \pm 5,5 \%$ (fourchette 46-100 %) des individus estimés dans la population obtenue par les comptages minimaux (voir également le tableau C2 de l'annexe C). Le nombre annuel moyen de détections par individu génétiquement identifié était de $1,8 \pm 0,1$, et la plupart des individus (74% ; n = 119) n'ont été détectés qu'une seule année, 10% deux ans (n = 16), et 16% ont été détectés de 3 à 5 ans (n = 25).

Le sex-ratio global de la population (M/F) obtenu était de 1,1/1,0 (voir également le tableau C2 de l'annexe C). Parmi les individus génétiquement identifiés, 60% (n = 96) ont été considérés comme des résidents d'une seule meute, 11% (n = 17) comme des disperseurs et 29% (n = 47) comme des individus non catégorisés.

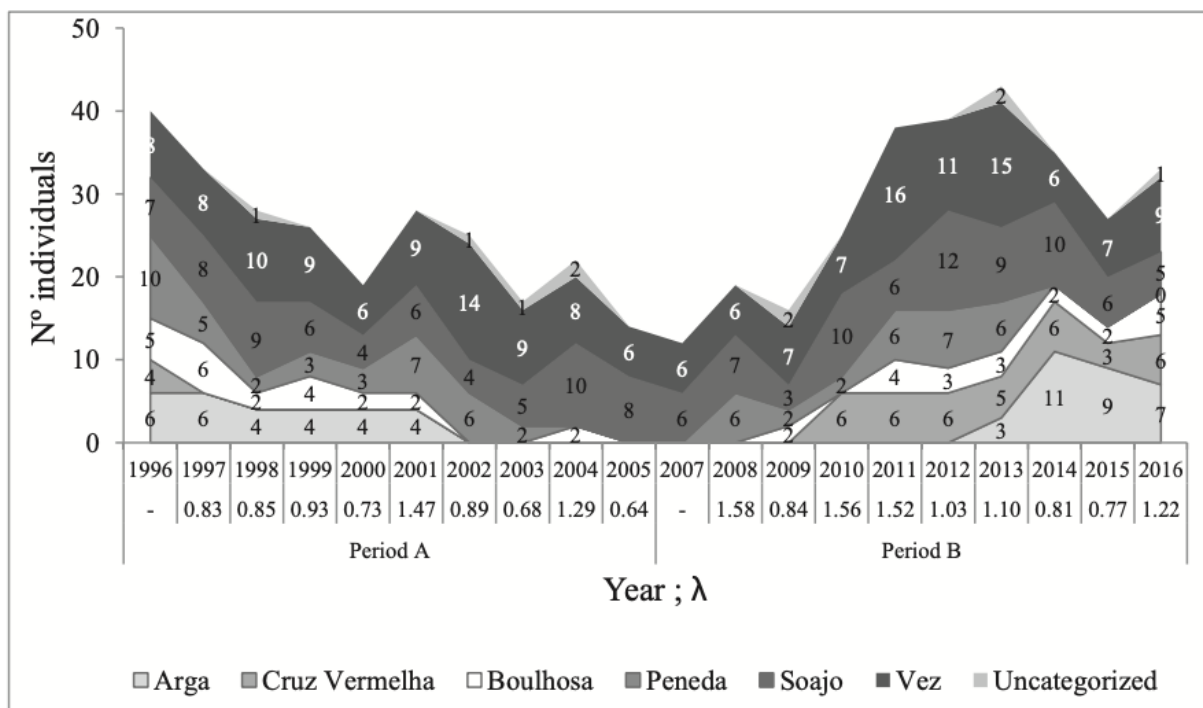


Fig. 2. Taille annuelle de la population de loups estimée pendant l'été-automne et taux annuel fini d'augmentation de la population (λ) dans le nord-ouest du Portugal pendant la période A (1996-2005) et la période B (2007-2016), y compris le nombre d'individus estimés par chaque meute (Arga, Cruz Vermelha, Boulhosa, Peneda, Soajo et Vez), et le nombre d'individus non assignés à des meutes (Non catégorisé)

3.2. Paramètres des meutes

Pendant la période A, le nombre moyen de meutes par an était de $4,2 \pm 0,4$ (intervalle 2-6 meutes/an), impliquant $3,3 \pm 0,4$ détections de reproduction par an (intervalle 2-6 meutes/an ; Fig. 1C). Pendant la période B, le nombre moyen de meutes par an était de $4,4 \pm 0,4$ (intervalle 2-6 meutes/an), impliquant $3,3 \pm 0,4$ détections de reproduction (intervalle 1-5 meutes de reproduction/an) (Fig. 1C). En moyenne, chaque détection de meute ou de reproduction a été confirmée par $1,2 \pm 0,1$ méthode (fourchette : 1-3) au cours de la période A, et $2,3 \pm 0,3$ méthodes (fourchette : 1-5) au cours de la période B. Pour la période A, 24 % des informations d'observation rapportant des détections de meute et de reproduction ont également été confirmées par des hurlements ou des enquêtes d'observation (voir la figure A1 et le tableau A1 de l'annexe A pour

plus de détails sur les détections de meute et de reproduction par méthode). En considérant toutes les périodes d'échantillonnage, deux meutes (Vez et Soajo) ont été déteectées chaque année (GroupPR : 100% ; n = 20 ans), tandis que quatre meutes (Peneda, Boulhosa, Cruz Vermelha, et Arga) n'ont pas été déteectées pendant 6 à 12 ans, ce qui a donné des GroupPR de 70%, 70%, 40%, et 50%, respectivement (Fig. 1C et Fig. 2). Le S de la race pour chaque meute allait de 36 % à 95 %, avec une moyenne globale de $75,9 \pm 9,8$ % (période A : $80,5 \pm 10,9$ % ; période B : $72,7 \pm 9,6$ %) en considérant un total de 86 meutes-années sur 20 ans (Fig. 3 ; voir également le tableau C2 de l'annexe C).

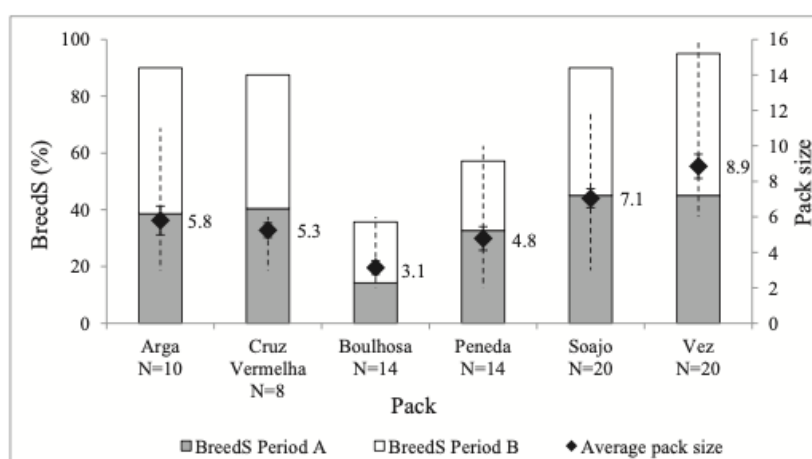


Fig. 3. Succès de reproduction (BreedS) par meute dans le nord-ouest du Portugal pour la période A (1996-2005 ; barres grises) et la période B (2007-2016 ; barres blanches), et taille moyenne globale de la meute par rapport au nombre d'années (N) où chaque meute a été déteectée. Les barres d'erreur représentent les erreurs standard de la taille moyenne des meutes (ligne pleine) et de la gamme des valeurs de taille des meutes (ligne pointillée)

Nous avons obtenu une taille moyenne de meute de $6,2 \pm 0,3$ loups pendant l'**été-automne** (Fig. 4A), ce qui ne montre aucune différence statistique entre les périodes (période A : $5,9 \pm 0,4$, n = 42 meutes-années ; période B : $6,4 \pm 0,5$, n = 44 meutes-années ; $\chi^2(15) = 16$, p = 0,382). **La taille moyenne des meutes sans reproduction (n = 20) était de $2,7 \pm 0,2$ individus. Si l'on considère uniquement les meutes avec reproduction (n = 66), la taille moyenne de la meute était de $7,2 \pm 0,3$ loups, dont $3,8 \pm 0,2$ étaient des adultes et $3,3 \pm 0,2$ des petits** (Fig. 4B). La plus grande taille de meute de 16 individus (8 adultes et 8 petits) a été déteectée dans la meute de Vez en 2011 (Fig. 2 et Fig. 4A). Sur la période d'échantillonnage de 20 ans, la taille moyenne des meutes était la plus élevée pour la meute de Vez ($8,9 \pm 0,7$ individus) et la plus faible pour la meute de Boulhosa ($3,1 \pm 0,4$) (Fig. 3). Les meutes présentaient un sex-ratio global de 1,3/1,0 (M/F), bien qu'avec une grande variation entre les meutes (voir le tableau C2 de l'annexe C).

3.3. Modèles de dispersion entre les meutes

Nous avons déteecté un total de 18 événements de dispersion entre les meutes surveillées (Fig. 5), qui ont impliqué 17 individus, dont 9 mâles et 8 femelles (sex ratio : 1,1/1,0). Nous avons déteecté cinq disperseurs à la fois par analyse moléculaire et par télémétrie GPS, et les 12 restants uniquement par analyse moléculaire non invasive (voir le tableau C3 de l'annexe C pour plus de détails sur les événements de dispersion déteectés). Dans 9 (50 %) événements de dispersion, les loups étaient résidents avant et après la dispersion, dans 8 (44 %) événements de dispersion, les loups étaient résidents dans l'une des meutes (3 avant et 5 après la dispersion), et dans 1 (6 %) événement de dispersion, il n'a pas été confirmé qu'il était résident avant ou après la dispersion. **La distance minimale estimée parcourue par les disperseurs était en moyenne de $24,8 \pm 1,2$ km**

(femelles : $21,6 \pm 1,6$ km, intervalle 5,5-42,2 ; mâles : $27,4 \pm 1,6$ km, intervalle 7,4-59,6 ; Fig. 5), et ne différait pas entre les sexes ($W = 35$, $p = 0,689$). Au cours de la sous-période 2007-2010, nous n'avons détecté que deux disperseurs, tous deux originaires de la meute de Vez et incorporés aux meutes de Peneda et Boulhosa. Au cours de la sous-période 2011-2013, les meutes Vez, Soajo et Peneda avaient un nombre plus élevé d'émigrants que d'immigrants ($MR \leq 0$), tandis que les meutes restantes n'avaient que des immigrants ($MR = 1,0$). Dans la sous-période 2014-2016, les meutes Soajo, Cruz Vermelha et Arga avaient un nombre d'émigrants supérieur à celui des immigrants ($MR \leq 0$), tandis que les meutes restantes ne comptaient que des immigrants ($MR = 1,0$; Fig. 5). En fonction de la taille moyenne des meutes et du RM par meute, les meutes Vez et Soajo ont été classées comme meutes principales et les quatre meutes restantes comme meutes secondaires (Fig. 5). Les valeurs de MR entre les meutes principales ($-0,43 \pm 0,37$) et les meutes secondaires ($0,50 \pm 0,22$) étaient significativement différentes ($\chi^2(3) = 8,543$, $p = 0,014$; voir le tableau C4 dans l'annexe C pour des valeurs détaillées de MR par sous-période). Les valeurs de GroupPR, BreedS, la taille de la meute, le nombre d'adultes et le nombre de petits étaient également significativement différents entre les meutes sources et celles des puits (tests χ^2 ; $p < 0,05$), les meutes des puits présentant également un sex-ratio moyen biaisé par les mâles (1,5/1) (tableau C2 dans l'annexe C).

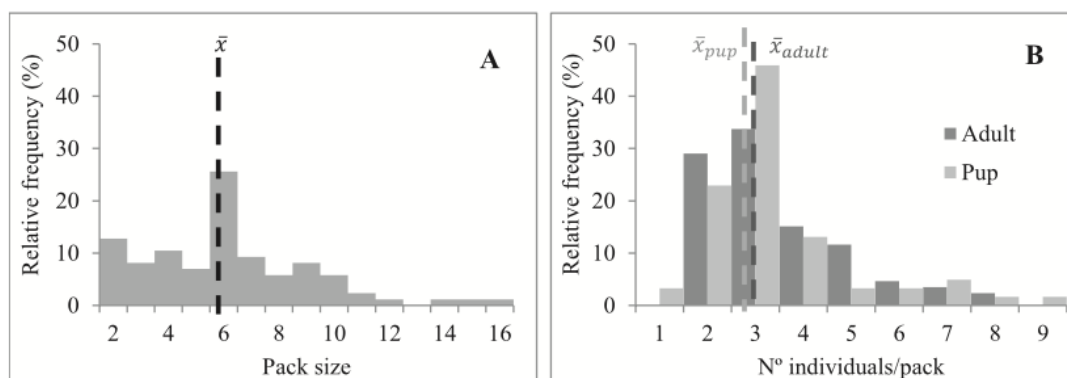


Fig. 4. Fréquences relatives du nombre d'individus estimés par meute annuellement en été-automne dans le nord-ouest du Portugal entre 1996 et 2016 : A) taille de la meute ; B) nombre d'adultes par meute, et nombre de petits par meute avec reproduction. Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes (\bar{x})

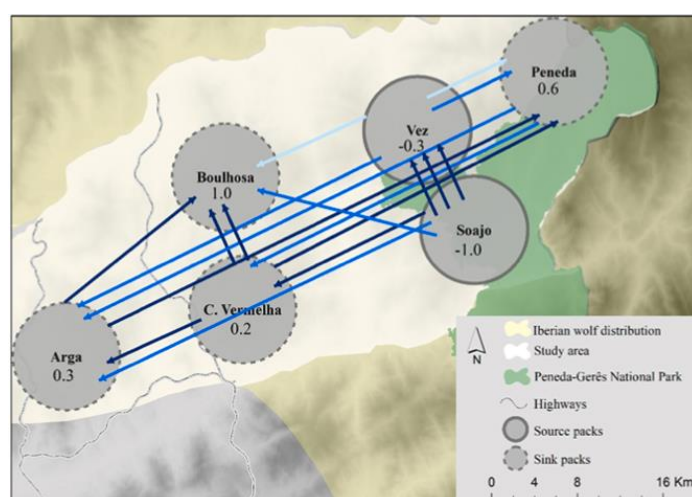


Fig. 5. Direction des 18 événements de dispersion détectés, en considérant le mouvement de chaque individu (flèches) entre les meutes (cercles) sur la base de la télémétrie GPS et de la recapture génétique dans des échantillons non invasifs dans le nord-ouest du Portugal pendant les sous-périodes : 2007-2010 (flèches bleu clair), 2011-2013 (flèches bleu vif), et 2014-2016 (flèches bleu foncé). Les valeurs moyennes des ratios de migrants de meute (MR) sont présentées à l'intérieur des cercles décrivant le territoire approximatif de chaque meute. (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans la légende de cette figure, le lecteur est renvoyé à la version web de cet article).

4. DISCUSSION

Notre suivi des loups sur 20 ans, axé sur les estimations de population, la persistance des meutes, les taux de reproduction et les schémas de dispersion, a fourni des informations innovantes sur la dynamique de population de ce grand carnivore dans des paysages dominés par l'homme, et la première étude à long terme disponible pour la population de loups ibériques. Nous avons documenté les patrons démographiques et spatiaux d'extinctions et de rétablissements de meutes impliquant des fluctuations de la taille des populations locales que des études ponctuelles n'auraient probablement pas pu détecter.

Les estimations de la taille globale de la population ont révélé une tendance stable de 1996 à 2016 avec un taux de croissance de 4,2 %, ce qui est inférieur aux valeurs rapportées pour d'autres populations de loups en Europe, soit stables (5 %, Caniglia et al., 2012), soit en voie de rétablissement (29 %, Wabakken et al., 2001 ; 38 %, Nowak et Mysłajek, 2016). Même si, les tendances de la population étaient contrastées sur la période d'échantillonnage. Pendant la période A (1996-2005), nous avons observé une diminution du nombre de meutes détectées, avec seulement deux meutes restantes à la fin de la période (Vez et Soajo), ce qui a entraîné un déclin de la taille de la population (taux de croissance : - 8 %). Au cours de la période B (2007-2016), les quatre meutes précédemment éteintes se sont reconstituées, ce qui a conduit à la récupération de la population (taux de croissance : 16 %). L'identification individuelle des résidents et des disperseurs a permis une évaluation plus complète de la taille de la population, ce qui a rarement été utilisé dans les évaluations précédentes des populations de loups (par exemple, Lopez-Bao et al., 2018 ; Stansbury et al., 2016).

Nos résultats suggèrent que l'utilisation des méthodes moléculaires seules n'est peut-être pas la plus adéquate pour estimer la taille de la population puisque le nombre annuel d'individus détectés par les méthodes de terrain était souvent plus élevé que celui détecté par l'analyse moléculaire. Cependant, nos résultats révèlent également la contribution importante de l'identification des individus par les méthodes moléculaires pour mieux évaluer l'image globale d'une population de loups, soit en combinaison avec les méthodes de terrain pour obtenir des comptages minimums, soit en appliquant un modèle de capture-recapture. Les estimations similaires des tailles de population annuelles obtenues par ces méthodes au cours de la période B suggèrent que les résultats peuvent refléter de manière adéquate le nombre réel de loups présents dans notre zone d'étude. De plus, l'identification individuelle était essentielle, en combinaison avec les données de télémétrie, pour identifier les mouvements de dispersion, autrement difficilement réalisables.

La densité moyenne de population de 1,7 loup/100 km se situe dans la fourchette des valeurs rapportées pour le loup ibérique dans d'autres régions (Llaneza et Ordiz, 2003 ; Lopez-Bao et al., 2018 ; Pimenta et al., 2005). Cependant, notre suivi à long terme nous a également permis de détecter des variations de la densité de loups au fil des ans, allant de 0,7 à 2,7 loups/100km². Ces résultats soulignent la pertinence des études de suivi sur de longues séries temporelles pour détecter de manière adéquate les fluctuations de densité au fil du temps, car les recensements de population effectués pendant quelques années peuvent donner une perception erronée de la densité des loups et de la taille de la population. **Bien qu'il faille être prudent en comparant les résultats des deux périodes de surveillance, en raison des différences dans les méthodologies disponibles et de l'absence de quantification de l'effort d'échantillonnage pendant la période A, aucune différence significative n'a été détectée entre les paramètres démographiques des deux périodes.**

Cela confirme les résultats obtenus pendant la période A, même si la probabilité de détecter une meute ou une reproduction pendant la période B pourrait être plus élevée que pendant la période A en raison de la disponibilité de méthodologies innovantes et plus fiables. Les résultats obtenus au cours de la période A ont été confirmés par : i) le recensement national des loups organisé en 2002 et 2003, au cours duquel des efforts intensifs ont été déployés en matière de méthodologies d'échantillonnage pour détecter les meutes et la reproduction (Pimenta et al., 2005), et les résultats étaient largement en ligne avec ceux obtenus dans cette étude, y compris l'absence de trois meutes (considérées ici comme des **meutes puits**) ; ii) la quasi-absence de déprédations de bétail enregistrées par les autorités nationales dans les territoires attribués aux meutes puits pendant les années où ces meutes n'ont pas été détectées, ce qui est un indicateur fiable de l'absence de meute puisque les loups se nourrissent principalement de bétail dans notre zone d'étude (Alvares et al., 2015). **Dans l'ensemble, ces preuves renforcent le fait que les meutes puits étaient, en fait, éteintes pendant plusieurs années.**

La taille moyenne des meutes de 6,2 individus durant l'été-automne dans notre étude était supérieure à celle d'autres populations de loups en Europe pour les mêmes périodes saisonnières (Jędrzejewska et al., 1996 ; Nowak et al., 2008), bien qu'inférieure aux valeurs moyennes rapportées dans d'autres études ibériques (par exemple, 6,5 à 9,3 loups ; Barrientos, 2000 ; Fernandez-Gil, 2013). Néanmoins, nous avons trouvé l'une des plus grandes tailles de meute ($n = 16$) rapportées pour les populations de loups européennes, en particulier pour la péninsule ibérique où 15 individus par meute était le nombre maximum rapporté précédemment (par exemple, Barrientos, 2000). Les grandes tailles de meute et les fortes densités de loups détectées localement peuvent résulter de conditions spécifiques de grande disponibilité de proies qui favorisent la persistance de la meute, une productivité élevée et de faibles taux de dispersion des loups (Fuller et al., 2003 ; Fuller, 1989). En fait, dans le nord-ouest du Portugal se produit un nombre élevé de chevaux et de bovins en libre pâturage, qui constituent la principale proie des loups (Alvares et al., 2015). Cependant, cette dépendance trophique entraîne des niveaux élevés de persécution illégale envers les loups dans notre zone d'étude en raison de conflits avec les propriétaires de bétail (Alvares, 2011 ; Barroso et al., 2016). Au cours de la période B, tous les individus munis d'un collier GPS qui sont morts (47 % ; Rio-Maior et al., 2018) ont été tués par des causes liées à l'homme, notamment le colletage (50,0 %), le tir (37,5 %) et l'empoisonnement (12,5 %). **Ces données de mortalité des loups munis d'un collier dans notre zone d'étude suggèrent une survie annuelle de 0,541 (IC 95 % : 0,352, 0,831 ; auteurs, données non publiées), ce qui peut expliquer le faible taux de croissance obtenu pour notre population étudiée bien que les différences de survie entre les meutes doivent encore être étudiées.** L'interaction entre la disponibilité des proies et la démographie des loups (par exemple, la productivité, la mortalité et la dispersion) devrait influencer la taille des meutes (Fuller, 1989 ; Hayes et Harestad, 2000). Ainsi, d'autres études incluant les taux de mortalité sont nécessaires pour démêler les facteurs déterminant la persistance et la taille des groupes dans les différentes meutes de notre zone d'étude.

Dans l'ensemble, nous avons détecté jusqu'à six meutes par an avec un succès de reproduction moyen (76%) similaire à d'autres études dans le monde (Blanco et al., 1992 ; Fernandez-Gil et al., 2010 ; Mech et al., 1998). Les meutes de loups dans notre zone d'étude ont montré plusieurs différences démographiques entre elles, suggérant une **dynamique source-puits** entre les meutes au niveau régional (Pulliam, 1988). **Sur la base de nos résultats, les meutes principales ont montré des valeurs plus élevées de persistance de groupe, de succès de reproduction, de nombre d'adultes et de nombre de louveteaux, agissant comme des sources de dispersion pour reconstituer les meutes**

puits qui étaient localement éteintes pendant des périodes de 2 à 12 ans. Les **meutes sources** étaient situées dans la partie orientale de la zone d'étude, en partie à l'intérieur du parc national de Peneda-Geres, et occupaient des zones avec une altitude plus élevée, une plus grande disponibilité de proies, moins de perturbations humaines et une plus grande connectivité avec le reste de l'aire de répartition du loup ibérique que les **meutes puits** (Alvares, 2011 ; Rio-Maior et al., 2019).

Malgré des niveaux élevés de persécution directe des loups, le déclin de la population observé entre 1996 et 2005 peut également être lié à une faible connectivité entre les meutes. Durant cette période, deux autoroutes ont été construites traversant nord-sud la zone d'étude, ce qui a fini par ségréguer spatialement les loups à l'ouest et à l'est pendant plusieurs années (Alvares, 2011). La construction de structures linéaires, telles que les autoroutes, peut avoir un impact élevé sur l'utilisation de l'espace par la faune, y compris la fragmentation de la population et les effets de barrière bien que, après la construction et la restauration de l'habitat, ces zones puissent progressivement être réutilisées par les loups (Blanco et al., 2005 ; White et al., 2007). Ceci a été confirmé par nos résultats, puisque nous avons constaté que les loups munis d'un collier GPS ont traversé ces autoroutes pendant la période B, en utilisant des passages construits pour les activités humaines (par exemple, des viaducs et des tunnels avec des routes pavées ou forestières pour les activités agricoles). Cependant, la perturbation de l'habitat lors de la construction de ces autoroutes ainsi que l'absence de passages exclusifs pour la faune peuvent avoir limité l'immigration des loups vers des **meutes puits** dans la partie centre-ouest de notre zone d'étude, conduisant à leur extinction locale au cours de la période A, **comme le postule un cadre de dynamique des méta-populations** (Hanski et Gilpin, 1991). En conséquence, les niveaux élevés de braconnage ainsi que les caractéristiques paysagères anthropiques qui agissent comme des barrières de dispersion ont été signalés comme des facteurs importants de déclin des populations de loups dans le monde entier (par exemple Fuller et al., 2003 ; Huck et al., 2010). En outre, les loups qui se dispersent ont tendance à avoir des taux de survie plus faibles que les individus résidents, car ils traversent souvent des zones non familières avec des niveaux d'activité humaine plus élevés (Peterson et al., 1984 ; Rio-Maior et al., 2019).

Malgré le paysage dominé par l'homme dans le nord-ouest du Portugal, la population locale de loups s'est rétablie entre 2007 et 2016 grâce à une stratégie d'étape réussie de dispersion à travers la zone d'étude. Ce rétablissement a probablement été favorisé par l'augmentation de la connectivité des habitats et la diminution de l'incidence des causes de mortalité ayant un fort impact démographique, comme le poison qui peut entraîner la mort de plusieurs membres de la meute en même temps (Alvares, 2011 ; auteurs, données non publiées). De plus, les grandes tailles des meutes sources pourraient avoir augmenté la compétition intraspécifique déclenchant la dispersion des subordonnés vers des zones puits (par exemple, Rosenzweig, 1981). En conséquence, les meutes éteintes ont commencé à se reconstituer en séquence d'est en ouest, principalement grâce à la contribution d'individus dispersés provenant des deux meutes principales. De plus, les meutes nouvellement établies sont connues pour produire de grandes portées et, après 2 à 4 ans de reproduction régulière, elles peuvent contribuer au rétablissement de populations là où les loups avaient été presque éliminés (Hayes et Harestad, 2000). En conséquence, nos résultats ont confirmé que les **meutes puits** récemment établies, présentant des tailles de meute importantes et un succès de reproduction élevé (meutes de Cruz Vermelha et d'Arga), ont également commencé à fournir des émigrants à d'autres petites meutes ayant un faible taux de reproduction (meutes de Peneda et de Boulhosa), favorisant une dispersion généralisée à travers la zone d'étude au cours des dernières années de notre période d'échantillonnage.

Le pourcentage de disperseurs détectés dans notre population (11%) était inférieur aux valeurs rapportées pour d'autres populations de loups en Amérique du Nord et en Europe (24-28% ; par exemple Blanco et Cortes, 2007 ; Fuller et al., 2003 ; Mech et al., 1998). Cependant, il était plus élevé que celui obtenu dans une étude en Amérique du Nord basée sur un échantillonnage non invasif et des critères d'affectation spatiale (5,9 %, Stansbury et al., 2016). Les taux de dispersion peuvent fortement varier entre les zones et sont déclenchés par plusieurs facteurs, tels que la compétition intraspécifique, la mortalité ou la disponibilité des proies (Gese et Mech, 1991 ; Kojola et al., 2009). La dispersion peut également être motivée par des mortalités d'origine humaine inégales dans le paysage (Minnie et al., 2018 ; Novaro et al., 2005), ce qui entraîne une immigration compensatoire (Pulliam, 1988). Bien que les taux de mortalité dans chaque meute de notre zone d'étude soient inconnus, une mortalité plus élevée est attendue dans les zones plus perturbées et accessibles par les humains (par exemple, Murray et al., 2010). En effet, tous les loups munis d'un collier GPS résidant dans une **meute puits** (n = 3 ; meute de Boulhosa) ont été tués par braconnage, y compris par balle et au collet (auteurs, données non publiées). Ainsi, cette meute particulière peut se comporter de la même manière que d'autres populations de loups fortement exploitées agissant comme un puits pour les loups immigrés (Mech et Boitani, 2003).

De la même manière que d'autres études, nous n'avons détecté aucune différence concernant le sex-ratio pour la population globale (Lucchini et al., 2002 ; Stansbury et al., 2016), pour les disperseurs (Fuller, 1989 ; Gese et Mech, 1991 ; Peterson et al., 1984) et pour les distances de dispersion (Blanco et Cortes, 2007 ; Gese et Mech, 1991). La distance de dispersion moyenne obtenue dans cette étude (25 km) était similaire à la seule autre valeur rapportée pour le loup ibérique (Blanco et Cortes, 2007), mais bien inférieure aux valeurs rapportées pour d'autres populations de loups en Amérique du Nord et en Europe, où les loups se dispersent fréquemment sur des distances moyennes de 50 à 300 km (par exemple, Gese et Mech, 1991 ; Wabakken et al., 2001). Dans notre étude, les distances de dispersion ont été mesurées comme des distances minimales basées sur les emplacements des échantillons non invasifs et des sites d'habitation des meutes et peuvent donc être légèrement sous-estimées. **De plus, certains loups considérés comme des disperseurs présentaient des distances de dispersion courtes (6-8 km) qui pourraient éventuellement être attribuées à des mouvements extraterritoriaux ou pré-dispersion.** Cependant, nous pensons qu'il s'agit de cas de dispersion réussie car certaines des meutes étudiées ont des territoires très proches les uns des autres, et nous n'avons trouvé aucune preuve du retour de ces individus dans leur meute d'origine, ce qui serait détectable compte tenu de notre étude intensive des signes. En fait, il est plus probable de détecter une crotte d'individu dans son territoire d'origine qu'une crotte laissée lors d'une excursion hors du territoire. Néanmoins, nous reconnaissons que les quelques individus qui n'ont pas été confirmés comme résidents de la meute après la dispersion (c'est-à-dire qui n'ont été détectés qu'une seule fois par échantillonnage non invasif) pourraient représenter des cas de mouvements extraterritoriaux et non des événements de dispersion effectifs. Les distances de dispersion limitées dans le nord-ouest du Portugal ont également été soutenues par les cinq événements de dispersion documentés par télémétrie GPS au cours des 10 dernières années de notre période d'échantillonnage. En outre, Silva et al. (2018) ont combiné les informations génétiques et de suivi de loups munis de colliers pour montrer des preuves solides d'un nombre très limité de disperseurs (< 4 % sur 218 loups) parmi onze clusters génétiques identifiés dans l'aire de répartition du loup ibérique. Nos résultats sur la dispersion limitée ont des implications sur la structure génétique des populations de loups, soutenant davantage les résultats de Silva et al. (2018) qui ont signalé un cluster génétique bien défini pour notre zone d'étude, avec

des niveaux élevés de différenciation et de faibles niveaux de mélange avec d'autres sous-populations de loups ibériques. Cependant, il existe quelques preuves d'émigration de loups depuis les régions voisines au cours de notre période d'échantillonnage : **i)** un loup mâle muni d'un collier GPS se dispersant depuis la Galice (NW de l'Espagne) au cours de l'hiver 2014-2015 a été retrouvé mort à l'intérieur de notre zone d'étude (Silva et al., 2018 ; L. Llaneza, com. pers.), et **ii)** l'identification moléculaire d'un disperseur dans notre zone d'étude provenant d'un cluster génétique adjacent (Silva et al., 2018).

Dans l'ensemble, nos résultats fournissent des preuves irréfutables que, dans un paysage dominé par l'homme, quelques meutes principales jouent un rôle majeur dans le maintien et le rétablissement des noyaux de population de loups au niveau régional, tandis que les meutes secondaires peuvent agir comme des tremplins pour faciliter la dispersion. **Nos résultats suggèrent également des différences dans la persistance des groupes, l'occurrence de la reproduction et les modèles de dispersion parmi les meutes voisines**, qui peuvent résulter des conditions écologiques hétérogènes dans un paysage dominé par l'homme. En outre, la **dynamique source-puits** avec l'effet combiné de la fragmentation de l'habitat, de la forte densité humaine et des perturbations, ainsi que les niveaux élevés de mortalité d'origine humaine semblent limiter la dispersion sur de longues distances (Blanco et al., 2005 ; Rio-Maior et al., 2019 ; Silva et al., 2018).

4.1. Implications pour la conservation et la gestion

Le suivi continu développé dans cette étude de 20 ans fournit des connaissances précieuses sur la dynamique des populations de loups ainsi que des indications importantes pour la conservation du loup, avec des implications à la fois dans un contexte régional et à une échelle plus large. Dans un contexte régional, nous avons rapporté les premières données disponibles sur les taux de dispersion des loups au Portugal et sur la dynamique des populations de loups ibériques. En outre, nous avons constaté une variabilité frappante des caractéristiques démographiques des loups, à la fois entre les années et entre les meutes voisines, ce qui soulève des implications importantes pour l'utilisation des informations provenant des recensements de populations de loups qui sont souvent limitées dans le temps et l'espace. Dans un contexte plus large, nous rapportons l'un des premiers scénarios complets de la dynamique démographique et spatiale des populations de loups dans des paysages dominés par l'homme, caractérisé par une forte dynamique source-puits entre les meutes. Par conséquent, les actions de gestion devraient prendre en considération l'adéquation de l'habitat pour les meutes sources et les meutes puits, en favorisant la connectivité ainsi qu'en réduisant la mortalité et les perturbations d'origine humaine afin d'améliorer les mouvements de dispersion et les taux de reproduction. Ces mesures de gestion doivent viser en premier lieu les meutes principales, en raison de leur capacité à produire des loups qui se dispersent et qui sont essentiels au maintien de la présence de loups dans une zone plus étendue (Mech et Boitani, 2003). En outre, pour permettre la recolonisation des meutes et le rétablissement par des disperseurs issus de meutes adjacentes, la connectivité des habitats doit être assurée par des corridors écologiques et la perméabilité des barrières (par exemple, les autoroutes), en particulier dans les paysages fortement perturbés par l'homme (Rio-Maior et al., 2019).

Par ailleurs, les zones de recolonisation récente du loup conduisant à un rétablissement de la meute après une extinction locale devraient être la cible de campagnes de sensibilisation et d'actions de gestion, notamment lorsque l'espèce a été absente pendant plusieurs années. Ces actions devraient principalement promouvoir des pratiques d'élevage adéquates pour réduire le risque de prédation, telles que l'utilisation de chiens de protection du bétail, une surveillance efficace pour réduire le

braconnage ainsi qu'une augmentation de l'abondance des proies sauvages. De telles mesures, en particulier dans les paysages dominés par l'homme comme notre zone d'étude, pourraient potentiellement minimiser les conflits dus aux déprédations du bétail et diminuer la mortalité des loups causée par l'homme (Barroso et al., 2016 ; Pimenta et al., 2018). Enfin, nous proposons que les futures études ciblant les paysages hétérogènes où les paramètres démographiques et les conditions écologiques diffèrent entre les meutes voisines, comme dans la péninsule ibérique et d'autres régions du sud de l'Europe, appliquent une approche multi-méthodes pour évaluer correctement la dynamique des populations de loups. En plus des détections visuelles et acoustiques des loups qui fournissent des informations précieuses sur les estimations de population et les taux de reproduction, l'utilisation combinée de la télémétrie et de l'échantillonnage génétique non invasif permet d'obtenir des paramètres démographiques supplémentaires tels que le sex-ratio et la dispersion. Ainsi, un pas en avant dans l'acquisition d'une vision plus large d'une population de loups (par exemple, généalogies, reproduction multiple, dispersion) est conditionné par une approche multi-méthodes. Dans ce contexte, l'approche méthodologique fiable utilisée dans cette étude, avec un effort de suivi à long terme, devrait devenir une procédure plus courante pour assurer une meilleure compréhension des modèles démographiques et spatiaux liés à la dynamique des populations de loups dans les paysages dominés par l'homme.