

# Importance de la nature sauvage pour la survie des loups (*Canis lupus*) et causes de mortalité sur 50 ans

Biological Conservation 258 (2021) 109145

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

**Biological Conservation**

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)

Original Article

**The importance of wilderness to wolf (*Canis lupus*) survival and cause-specific mortality over 50 years**

S.M. Barber-Meyer<sup>a,\*</sup>, T.J. Wheeldon<sup>b</sup>, L.D. Mech<sup>a</sup>

<sup>a</sup> U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 – 37th St., SE, Jamestown, ND 58401-7317, USA  
<sup>b</sup> Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Trent University, 2140 East Bank Dr, Peterborough, Ontario K9L 1Z8, Canada

## Résumé

Nous avons évalué l'importance relative de la nature sauvage sur la dynamique de population de loups gris (*Canis lupus*) sur 50 ans dans une population qui **1**) a longtemps existé (c'est-à-dire qu'elle n'a pas été réintroduite ou recolonisée), **2**) n'a pas été soumise à l'exploitation dans notre zone d'étude jusqu'à récemment, et **3**) a utilisé à la fois la nature sauvage et la nature non sauvage adjacente, principalement publique. Nous avons analysé la survie des loups munis de colliers émetteurs ( $n = 756$  tenures) entre 1968 et 2018 dans la Superior National Forest, au Minnesota, aux États-Unis, y compris dans la zone sauvage de Boundary Waters Canoe Area. **Sur 50 ans, la survie annuelle des adultes était de 78%**. Les loups capturés dans la nature sauvage ont eu tendance à présenter un taux de survie plus élevé que ceux capturés dans les zones non sauvages, mais la différence était plus prononcée pendant les années de récolte et les années post-récolte, lorsque le taux de survie des loups dans la nature sauvage est resté relativement élevé et que le taux de survie des loups dans les zones non sauvages a chuté (par rapport à avant la récolte). De novembre à avril des années précédant la récolte des adultes, le taux de mortalité naturelle était similaire pour les loups vivant en milieu naturel et les loups vivant en milieu sauvage (6% chacun), mais le taux de mortalité anthropique était plus élevé pour les loups vivant en milieu naturel que pour les loups vivant en milieu sauvage (7% contre 1%), tout comme le taux de mortalité illégale (5% contre 1%). De novembre à avril des années précédant la récolte, les loups sauvages étaient moins susceptibles de mourir que les loups non sauvages ( $p = 0,042$  ; rapport de risque = 0,59), les petits étaient plus susceptibles de mourir que les adultes ( $p = 0,002$  ; rapport de risque = 1,84), et les mâles étaient moins susceptibles de mourir que les femelles ( $p = 0,053$  ; rapport de risque = 0,73). Nos résultats en matière de survie à long terme des loups, de mortalité par cause et de risques informeront les organismes de gestion lorsque les loups seront retirés de la liste et que la compétence en la matière sera transférée aux États.

## 1. INTRODUCTION

À la fin des années 1960, les loups gris (*Canis lupus*) avaient disparu de l'ensemble des États-Unis contigus, à l'exception d'une petite population insulaire relativement isolée dans le parc national d'Isle Royale (environ 20 à 30 loups ; Mech, 1966 ; Vucetich et Peterson, 2012) et d'une population plus importante dans le nord-est du Minnesota (environ 700 loups) adjacente à une population

source plus au nord, en Ontario, au Canada (Mech, 2009, 2017). Suite à la protection de l'Endangered Species Act (ESA), les loups du Minnesota ont étendu leur distribution, récupéré une partie de leur aire de répartition historique et se sont finalement répandus dans le Wisconsin et le Michigan (Beyer et al., 2009 ; Wydeven et al., 2009). Depuis 1968, les loups de la Superior National Forest (SNF) du nord-est du Minnesota, aux États-Unis, ont été équipés de radio-colliers dans le cadre d'une étude à long terme sur la relation loup-proie (Mech, 2009). Cette étude continue a permis d'obtenir 50 ans de données radiotéléométriques sur les loups et de dénombrements annuels des loups résidents en hiver (Mech, 2009). Ces données à long terme sur les loups de la FNS n'ont pas fait l'objet d'un examen complet de la survie et des causes de mortalité.

Une meilleure compréhension de la dynamique des populations de loups est particulièrement importante pour la gestion à travers les États-Unis contigus où les loups recolonisent et augmentent dans diverses zones où ils avaient autrefois disparu (Gude et al., 2012 ; Jimenez et al., 2017 ; Mech, 2017 ; Mesler, 2015 ; Treves et Bruskotter, 2011). Bien que la plupart des populations de loups dans les États-Unis contigus aient été retirées de la liste, la controverse persiste en partie à cause des prélèvements publics de loups qui ont commencé peu après le retrait de la liste (Ausband, 2016 ; Creel et Rotella, 2010 ; Epstein, 2017 ; Hogberg et al., 2016 ; Mech, 2017 ; Olson et al., 2015). Une gestion bien informée des loups nécessite la compréhension des principaux taux vitaux, notamment la survie et les causes de mortalité (Adams et al., 2008 ; Creel et Rotella, 2010 ; Gude et al., 2012 ; Murray et al., 2010 ; O'Neil et al., 2017 ; Smith et al., 2010, 2020 ; Stenglein et al., 2015, 2018). Étant donné que les loups peuvent avoir « un cycle de vie axé sur la survie par rapport à la stratégie axée sur le recrutement de la plupart des espèces exploitées » (Murray et al., 2010), il est particulièrement nécessaire de disposer d'informations sur les sources de mortalité anthropiques (causées par l'homme), telles que l'exploitation, basées sur des estimations issues de modèles individuels (plutôt que de se limiter à des études au niveau de la population) (Murray et al., 2010 ; Stenglein et al., 2015).

Nos principaux objectifs étaient les suivants : **1)** rapporter les taux de survie et **2)** d'étudier les risques proportionnels afin de déterminer les facteurs influençant le risque de mortalité des loups porteurs de colliers émetteurs dans la SNF de 1968 à 2018, en se concentrant sur l'influence potentielle de la nature sauvage. Notre zone d'étude dans la SNF comprenait une partie de la zone sauvage Boundary Waters Canoe Area, désignée par le gouvernement fédéral, sans routes ni moyens de transport motorisés et avec un accès limité et réglementé pendant les périodes de forte fréquentation humaine. L'importance des zones sauvages, des refuges et/ou des zones protégées pour la dynamique des populations de loups a été examinée (Adams et al., 2008 ; Benson et al., 2014 ; Hebblewhite et Whittington, 2020 ; Mech, 1989 ; Smith et al., 2010, 2020), mais notre étude sur 50 ans est unique en ce sens que la population de loups **1)** a longtemps existé (c'est-à-dire qu'elle n'a pas été réintroduite ou recolonisée), **2)** n'a pas fait l'objet de prélèvements dans notre zone d'étude jusqu'à récemment, et **3)** a utilisé à la fois des zones sauvages et des zones adjacentes, principalement publiques, non sauvages. Parce que les zones sauvages désignées par le gouvernement fédéral (telles que définies dans le Wilderness Act de 1964, Public Law 88-577, 16 U.S.C. 1131-1136) représentent certains des paysages les moins affectés par l'homme, les évaluations de la dynamique des populations de loups dans ces zones et dans les zones adjacentes non sauvages sont importantes pour mieux comprendre les impacts de l'homme sur les variations naturelles des taux vitaux des loups (Smith et al., 2010, 2020).

Bien que la survie des adultes chez les animaux à longue durée de vie ait un effet potentiel plus important sur la dynamique des populations que la survie des juvéniles, c'est souvent la survie des juvéniles qui a une plus grande influence réalisée sur les trajectoires, car la survie des adultes est généralement élevée et moins variable (Eberhardt, 2002 ; Gaillard et al., 1998 ; Gude et al., 2012 ; Smith et al., 2020). Ainsi, nous avons prédit que la survie des adultes serait plus élevée que celle des juvéniles (Smith et al., 2020). Compte tenu des observations faites à Yellowstone sur l'implication accrue des mâles dans les conflits agressifs (Cassidy et al., 2017), nous avons évalué si la survie des mâles et des femelles différait.

Nous avons émis l'hypothèse que le taux de survie serait plus élevé et que les taux de mortalité par cause seraient différents pour les loups qui vivent principalement dans la nature sauvage (Benson et al., 2014 ; Smith et al., 2010, 2020) par rapport à ceux qui vivent dans le reste de la SNF. Dans la nature sauvage, il n'y a pas de routes, il ne devrait donc pas y avoir de mortalité par collision avec des véhicules (Mech, 1989). Il devrait également y avoir moins de récolte, moins de braconnage opportuniste et moins de mortalité due à des conflits légaux entre l'homme et la faune en raison de la difficulté relative de l'accès humain (Mech, 1989 ; Mladenoff et al., 1995). De même, il se peut que l'exposition aux chiens domestiques (*C. l. familiaris*) et à leurs maladies soit moindre dans la nature sauvage.

Nous soupçonnions que la majorité de la mortalité naturelle serait due à des conflits intraspécifiques (loup tué par un loup, ci-après « conflits ») (Adams et al., 2008 ; Cubaynes et al., 2014 ; Mech, 1977), et nous avons prédit que les taux de famine et de maladie seraient plus élevés pour les petits que pour les adultes (Mech et Goyal, 1993, 1995, 2011 ; Mech et al., 2008 ; Smith et al., 2020). Sur la base de nos observations sur le terrain, nous nous attendions également à ce que l'augmentation de la mortalité illégale coïncide avec les saisons de récolte des ongulés en automne, lorsque le braconnage opportuniste est susceptible d'être plus élevé.

Nous avons également cherché à savoir si la mortalité des loups variait en fonction des tendances climatiques annuelles. Nous avons émis l'hypothèse que lors d'hivers rigoureux, il pourrait y avoir une augmentation des taux de mortalité liés à des maladies (par exemple, la gale), mais une diminution des taux de famine en raison de la vulnérabilité potentiellement accrue des proies (Mech et al., 1971 ; Peterson et Allen, 1974 ; Post et al., 1999 ; Wilmers et al., 2020). Nous avons également émis l'hypothèse que les taux de mortalité pourraient varier en fonction de la densité de la population de loups résidents (Cubaynes et al., 2014 ; O'Neil et al., 2017, 2019 ; Post et al., 1999 ; Smith et al., 2015, 2020 ; Stenglein et al., 2018 ; Vucetich et Peterson, 2004).

Bien que notre population d'étude n'ait été soumise à une récolte légale que pendant quelques mois chaque année de 2012 à 2014, alors qu'elle était radiée de la liste, nous nous sommes intéressés à la façon dont la survie et la mortalité par cause spécifique différaient pendant cette période. En raison de données limitées, nous n'avons pas pu étudier les risques proportionnels pendant les années de récolte ou les années post-récolte.

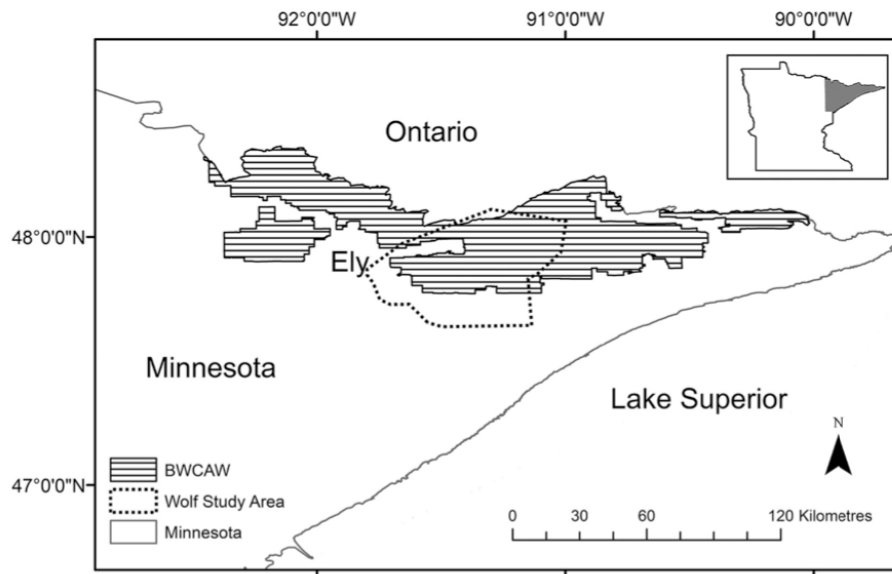
Le service américain de la pêche et de la faune (USFWS) a proposé une règle dans le registre fédéral le 15 mars 2019 pour retirer les loups gris de la région des Grands Lacs occidentaux de la protection de l'ESA (USFWS, 2019). Le 3 novembre 2020, l'USFWS a publié la règle finale (USFWS, 2020) pour retirer les loups gris de l'ESA à compter du 4 janvier 2021. Des groupes environnementaux ont ensuite intenté un procès pour contester le retrait de la liste (Center for Biological Diversity,

2021). Les résultats de notre analyse permettront d'éclairer la gestion éventuelle des loups gris par les États (Creel et Rotella, 2010 ; Mech, 2017 ; Olson et al., 2015) en définissant mieux les taux de survie et les sources de mortalité de ces animaux.

## 2. METHODES

### 2.1. Zone d'étude

Notre zone d'étude (Fig. 1) consistait en 2060 km<sup>2</sup> de la SNF, à l'est d'Ely, au Minnesota, aux USA (48°N, 92°W) s'étendant juste dans la partie sud de l'Ontario, au Canada (voir Nelson et Mech, 1981 et Mech, 2009 pour des descriptions détaillées).



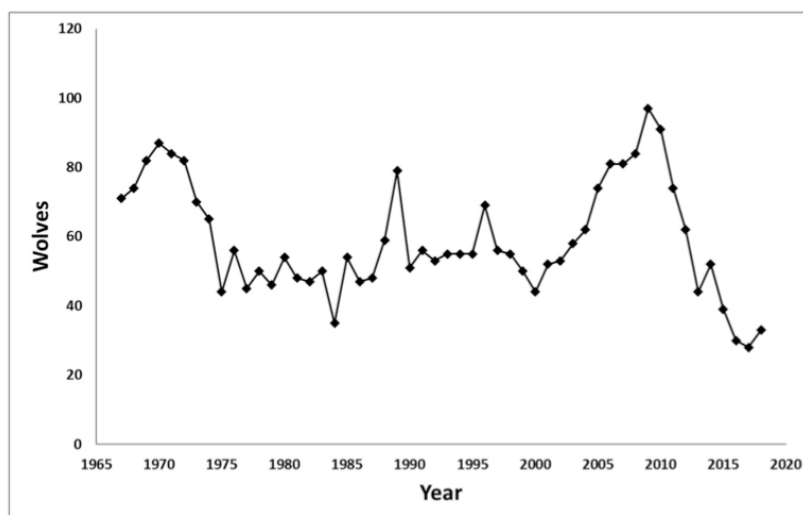
**Fig. 1.** La zone d'étude du loup de la Forêt Nationale Supérieure dans le nord-est du Minnesota, aux États-Unis. Le Boundary Waters Canoe Area Wilderness (BWCAW) et la ville d'Ely, Minnesota, sont également représentés

Environ 40% de notre zone d'étude était constituée de terres non sauvages (forêts nationales avec des propriétés privées) et les 60% restants étaient constitués de terres sauvages comprenant la zone sauvage de Boundary Waters Canoe Area (57%) et une petite partie du parc provincial Quetico, au Canada, au nord (~3 %) (Fig. 1). La grande majorité de notre zone d'étude était constituée de terres publiques, les résidences privées étant principalement regroupées autour d'un couloir étroit s'étendant vers l'est sur environ 19 km le long du coin nord-ouest de notre zone d'étude à partir d'une ville située à environ 6,5 km à l'ouest-nord-ouest de notre zone d'étude (Winton, Minnesota, population 2020 = 168 ; <https://worldpopulationreview.com/us-cities/winton-mn-population>, consulté le 30 décembre 2020). Notre zone d'étude ne comprenait aucune ville, aucune terre agricole et aucun élevage. La zone non sauvage comprenait un réseau de routes pavées et non pavées et de sentiers utilisés par les automobiles et les véhicules de loisirs (VTI, motoneiges). La densité des routes (y compris les routes de type A, B et C du service forestier américain ; U.S. Forest Service, 1986) au cœur de la zone non sauvage de notre zone d'étude était en moyenne de 0,73 km/km<sup>2</sup> (Mech, 1989). Environ 80% de ces routes et sentiers dans la zone non sauvage étaient impraticables en hiver par les véhicules, sauf par les motoneiges (Mech, 1989). La densité des routes et des sentiers compactés par la neige dans la zone non sauvage élargie était en moyenne de 1,19 km/km<sup>2</sup> et variait de 0,69 à 1,83 km/km<sup>2</sup> dans les unités d'analyse du lynx pertinentes en 2020 (USDA Forest Service, 2020). Aucune route ni aucun véhicule motorisé n'étaient autorisés dans la

nature sauvage. Les impacts humains sur la nature sauvage ont été limités par un accès réglementé pendant les périodes de forte fréquentation.

## 2.2. Capture et manipulation

## 2.3. Télémétrie aérienne et enquêtes nécropsiques



**Fig. 2.** Comptages annuels de loups résidents hivernaux de 1967 à 2018 dans la zone d'étude des loups de 2060 km<sup>2</sup> de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis (Barber-Meyer et al., 2021 ; Mech, 2009). Dans les cas où le résultat annuel était une fourchette, nous avons tracé la moyenne. Notez que le radio-pistage a commencé en 1968. Ainsi, le comptage de l'hiver 1967 a été obtenu par 124 h d'observations aériennes des loups et de leurs traces (Mech et Frenzel, 1971)

## 2.4. Analyses statistiques

### 2.5. Analyse de survie

Nous avons généré des fonctions de survie pour les loups porteurs de colliers émetteurs en utilisant l'estimateur non paramétrique de Kaplan-Meier modifié pour l'entrée échelonnée des individus (Pollock et al., 1989). Nous avons comparé la survie en fonction du sexe, de la classe d'âge (adultes, louveteaux) et de la capture en milieu sauvage (oui ou non). De 2000 à 2018, nous avons également évalué la survie des subadultes (c'est-à-dire que les classes d'âge comprenaient les petits, les subadultes et les adultes). Nous avons estimé les taux de survie annuels et saisonniers des loups porteurs de collier-radio pendant différentes périodes, y compris l'ensemble de l'étude (1968-2018), les années avant la récolte (1968-2012), les années de récolte (2012-2015) et les années après la récolte (2015-2018). Nous présentons les taux de survie sous forme de décimales et de pourcentages de manière interchangeable.

### 2.6. Analyse des causes de mortalité spécifique

Nous avons utilisé l'estimateur non paramétrique à fonction d'incidence cumulative (Heisey et Patterson, 2006) pour générer des taux de mortalité spécifiques à une cause et des intervalles de confiance à 95% pour les loups porteurs de colliers émetteurs. Nous avons comparé les taux de mortalité spécifiques aux causes en fonction du sexe, de la classe d'âge (adultes, louveteaux) et de la capture en milieu sauvage (oui ou non). Nous avons estimé les taux de mortalité annuels et saisonniers par cause pour les loups porteurs de colliers émetteurs au cours de différentes périodes, notamment l'ensemble de l'étude (1968-2018), les années précédant la récolte (1968-2012), les années de récolte (2012-2015) et les années suivant la récolte (2015-2018). Nous présentons les

taux de mortalité spécifiques selon la cause sous forme de décimales et de pourcentages de manière interchangeable.

## 2.7. Analyse de régression des risques proportionnels de Cox

### 3. RESULTATS

Nous avons radio-équipé 690 loups de 1968 à 2017. Sur la base des tenures de colliers-loups, nous avons suivi plus de femelles (381) que de mâles (375) et plus d'adultes (555) que de petits (201) et nous avons eu plus de captures en dehors de la nature (629) que de captures dans la nature (127). Nous avons documenté 261 mortalités et censuré 495 tenures.

#### 3.1. Survie

Pendant toute l'étude, la survie annuelle des adultes était de 0,78 (intervalle de confiance à 95% [IC] = 0,76-0,81), avec une survie plus élevée en mai-octobre qu'en novembre-avril, une survie plus élevée chez les loups sauvages que chez les loups non sauvages, et une survie similaire entre les sexes (Tableau 1). La survie saisonnière des petits (novembre-avril) était inférieure à celle des adultes pendant toute l'étude (tableau 1).

Pendant les années précédant la récolte, le taux de survie annuel des adultes était de 0,79 (IC 95% = 0,77-0,82), ce qui était similaire à celui de l'ensemble de l'étude, et les tendances de survie saisonnières et spécifiques aux groupes étaient également similaires (tableau 1). Le taux de survie annuel des adultes pendant les années précédant la récolte était plus élevé que pendant les années de récolte (0,68, IC 95% = 0,58-0,79) et les années suivant la récolte (0,74, IC 95% = 0,62-0,88). Les taux de survie saisonniers (novembre-avril) des petits (0,79, IC 95% = 0,72-0,85) et des adultes (0,86, IC 95% = 0,84-0,89) pendant les années précédant la récolte étaient semblables à ceux de l'ensemble de l'étude (Tableau 1).

**Tableau 1.** Taux de survie annuels et saisonniers estimés (intervalle de confiance à 95 %) pour les loups radio-pistés de différents groupes pendant diverses périodes dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les louveteaux n'ont pu être évalués que de novembre à avril. Les subadultes sont regroupés avec les adultes. N/A = non applicable

Age class	Group	Season	1968–2018	1968–2012	2012–2015	2015–2018
			Entire study	Pre-harvest	Harvest	Post-harvest
Adult	All	Annual	0.78 (0.76–0.81)	0.79 (0.77–0.82)	0.68 (0.58–0.79)	0.74 (0.62–0.88)
Adult	Female	Annual	0.78 (0.74–0.81)	0.78 (0.75–0.82)	0.68 (0.55–0.83)	0.81 (0.68–0.98)
Adult	Male	Annual	0.79 (0.75–0.83)	0.80 (0.77–0.84)	0.67 (0.52–0.88)	0.64 (0.46–0.89)
Adult	Wilderness	Annual	0.83 (0.78–0.89)	0.83 (0.77–0.90)	0.79 (0.60–1.00)	1.00 (no deaths)
Adult	Non-wilderness	Annual	0.77 (0.74–0.80)	0.79 (0.76–0.82)	0.65 (0.53–0.78)	0.69 (0.56–0.85)
Adult	All	May–Oct	0.92 (0.90–0.94)	0.92 (0.90–0.94)	0.89 (0.81–0.96)	0.93 (0.86–1.00)
Adult	Wilderness	May–Oct	0.92 (0.88–0.97)	0.92 (0.87–0.97)	0.91 (0.75–1.00)	1.00 (no deaths)
Adult	Non-wilderness	May–Oct	0.92 (0.90–0.94)	0.92 (0.90–0.94)	0.88 (0.80–0.97)	0.92 (0.84–1.00)
Adult	All	Nov–Apr	0.85 (0.83–0.87)	0.86 (0.84–0.89)	0.76 (0.67–0.87)	0.79 (0.68–0.92)
Adult	Wilderness	Nov–Apr	0.90 (0.86–0.95)	0.90 (0.85–0.96)	0.87 (0.71–1.00)	1.00 (no deaths)
Adult	Non-wilderness	Nov–Apr	0.84 (0.82–0.87)	0.85 (0.83–0.88)	0.73 (0.62–0.86)	0.75 (0.62–0.91)
Pup	All	Nov–Apr	0.78 (0.72–0.85)	0.79 (0.72–0.85)	0.67 (0.30–1.00)	N/A (no pups)
Pup	Wilderness	Nov–Apr	0.87 (0.77–0.98)	0.87 (0.77–0.98)	N/A (no pups)	N/A (no pups)
Pup	Non-wilderness	Nov–Apr	0.76 (0.68–0.84)	0.76 (0.68–0.84)	0.67 (0.30–1.00)	N/A (no pups)
Adult + pup	All	Nov–Apr	0.84 (0.82–0.86)	0.85 (0.83–0.87)	0.76 (0.67–0.87)	0.79 (0.68–0.92) <sup>a</sup>
Adult + pup	Wilderness	Nov–Apr	0.90 (0.86–0.94)	0.90 (0.85–0.94)	0.87 (0.71–1.00) <sup>b</sup>	1.00 (no deaths) <sup>a</sup>
Adult + pup	Non-wilderness	Nov–Apr	0.83 (0.81–0.85)	0.84 (0.81–0.87)	0.73 (0.62–0.86)	0.75 (0.62–0.91) <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Aucun petit n'a été radio-équipé entre novembre et avril 2015–2018, ces estimations ne concernent donc que les adultes.

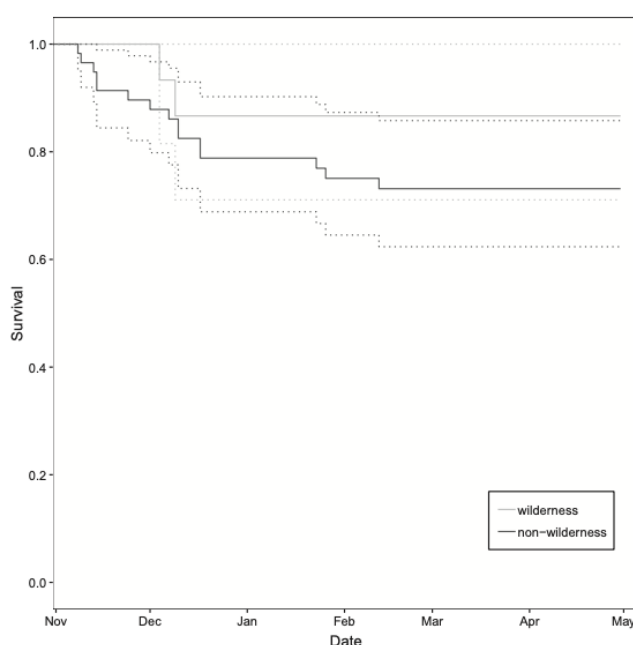
<sup>b</sup> Aucun petit sauvage n'a été radio-équipé entre novembre et avril de 2012 à 2015, ces estimations ne concernent donc que les adultes

Comme la récolte n'a duré que 3 ans et n'a eu lieu que de novembre à avril, les tailles des échantillons étaient petites (adultes = 49, subadultes = 22, petits = 3), ce qui a entraîné des intervalles de confiance relativement larges. Néanmoins, les estimations de survie reflètent des résultats

biologiquement raisonnables (Tableau 1). En regroupant les données de toutes les classes d'âge, la survie était semblable entre les sexes (femelle = 0,75, IC à 95% = 0,63-0,89 ; mâle = 0,78, IC à 95% = 0,63-0,95) de novembre à avril des années de récolte. Les taux de survie saisonniers (novembre-avril) ont chuté pendant les années de récolte, et les loups sauvages ont mieux survécu que les loups non sauvages (Figure 3).

Les subadultes n'ont pu être évalués comme une classe d'âge distincte qu'après 1999. Les taux de survie annuels des subadultes et des adultes entre 2000 et 2018 étaient respectivement de 0,82 (IC 95% = 0,73-0,92) et 0,79 (IC 95% = 0,74-0,84).

Les taux de survie saisonniers (novembre-avril) des petits, des subadultes et des adultes entre 2000 et 2018 étaient respectivement de 0,81 (IC 95% = 0,63-1,00), 0,86 (IC 95% = 0,79-0,94) et 0,86 (IC 95% = 0,82-0,90). Pendant les années difficiles, la survie saisonnière (novembre-avril) des subadultes (0,69, IC 95% = 0,51-0,93) était plus proche de celle des petits (0,67, IC 95% = 0,30-1,00) que de celle des adultes (0,79, IC 95% = 0,69-0,92).



**Fig. 3.** Estimations de la survie saisonnière (novembre-avril) au cours de la période 2012-2015 (récolte) pour les loups (classes d'âge regroupées) capturés dans la zone sauvage de Boundary Waters Canoe Area (ligne continue gris clair) et ceux capturés dans les zones non sauvages (ligne continue gris foncé) de la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les intervalles de confiance associés sont représentés par des lignes pointillées. Notez qu'aucun jeune n'a été radio-équipé dans la nature sauvage entre novembre et avril 2012-2015, de sorte que la courbe de survie spécifique à la nature sauvage ne reflète que les adultes

### 3.2. Causes de mortalité

Nous avons enregistré 261 cas de mortalité de loups porteurs de colliers émetteurs (à l'exclusion des mortalités survenues après avoir été censurés), dont 102 d'origine naturelle (51 conflits, 41 famines/maladies, 6 causes naturelles inconnues et 4 causes naturelles autres), 111 d'origine anthropique (67 illégales, 17 collisions avec des véhicules, 14 prises légales, 8 causes anthropiques autres et 5 causes anthropiques inconnues) et 48 causes inconnues. Les loups non sauvages sont morts de 38% de causes naturelles (87/229), 45% de causes anthropiques (103/229) et 17% de causes inconnues (39/229), tandis que les loups sauvages sont morts de 47% de causes naturelles (15/32), 25% de causes anthropiques (8/32) et 28% de causes inconnues (9/32).

Au cours de la période 1968-2018, les taux de mortalité annuels par cause (IC 95%) parmi les 3 catégories principales (naturelle, anthropique et inconnue) pour les adultes variaient de 0,04 (0,02-0,05) pour l'inconnue à 0,09 (0,07-0,11) pour la naturelle et l'anthropique (Tableau 2). Au cours des mêmes années, les taux de mortalité saisonniers (novembre-avril) spécifiques aux causes pour les petits variaient de 0,05 (0,01-0,09) pour inconnu à 0,10 (0,05-0,16) pour anthropique (Tableau 2). Certains intervalles de confiance étaient larges, reflétant le fait que peu d'événements se sont produits pour des causes de mortalité spécifiques dans cette strate. Annuellement, la mortalité naturelle (9%) et la mortalité anthropique (9%) étaient similaires pour les adultes, les conflits (5%) étant la source la plus importante de mortalité naturelle et la mortalité illégale (5%) la source la plus importante de mortalité anthropique (Tableau 2). Pendant la période mai-octobre, la mortalité naturelle (4%) était environ deux fois supérieure à la mortalité anthropique (2%) chez les adultes, alors que pendant la période novembre-avril, la mortalité anthropique (7%) était supérieure à la mortalité naturelle (6%) chez les adultes, la mortalité illégale (4%) étant la source la plus importante de mortalité anthropique (tableau 2). Pendant Nov-Avril, la mortalité naturelle (6%) des petits était similaire à celle des adultes, avec la famine/maladie (6%) la plus grande source de mortalité naturelle, mais la mortalité anthropique (10%) des petits était plus élevée que celle des adultes, ce qui était en partie attribuable à une plus grande mortalité illégale (8%) (Tableau 2).

**Tableau 2.** Estimation des taux de mortalité annuels et saisonniers spécifiques à une cause (intervalle de confiance à 95%) pour les loups adultes et les jeunes ayant reçu un collier émetteur entre 1968 et 2018 dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les chiots n'ont pu être évalués que de novembre à avril. Les subadultes sont regroupés avec les adultes

Cause-specific mortality	Adult annual	Adult May-Oct	Adult Nov-Apr	Pup Nov-Apr
Natural – all	0.09 (0.07–0.11)	0.04 (0.02–0.05)	0.06 (0.04–0.08)	0.06 (0.02–0.11)
Natural – strife <sup>a</sup>	0.05 (0.03–0.07)	0.02 (0.01–0.03)	0.03 (0.02–0.05)	0.01 (0.00–0.02)
Natural – starvation and disease	0.03 (0.02–0.05)	0.01 (0.00–0.02)	0.02 (0.01–0.04)	0.06 (0.01–0.10)
Anthropogenic – all	0.09 (0.07–0.11)	0.02 (0.01–0.03)	0.07 (0.05–0.09)	0.10 (0.05–0.16)
Anthropogenic – illegal	0.05 (0.03–0.07)	0.01 (0.00–0.02)	0.04 (0.03–0.06)	0.08 (0.03–0.12)
Anthropogenic – legal-take <sup>b</sup>	0.01 (0.00–0.02)	0.00 (0.00–0.00) <sup>c</sup>	0.01 (0.00–0.02)	0.01 (0.00–0.04)
Unknown	0.04 (0.02–0.05)	0.02 (0.01–0.03)	0.02 (0.00–0.03)	0.05 (0.01–0.09)

<sup>a</sup> Les morts par conflit sont des mortalités intraspécifiques (c'est-à-dire des loups tués par des loups)

<sup>b</sup> Comprend également les loups tués légalement par des agents de l'État et fédéraux pour des questions de conflit ou de nuisance

<sup>c</sup> La valeur du taux et la valeur supérieure de l'IC à 95% sont en fait non nulles, mais ne le semblent pas en raison de l'arrondissement

Les taux annuels de mortalité anthropique des adultes étaient les plus élevés pendant les 3 années de récolte et sont restés élevés pendant 3 ans après (Tableau 3). Il est intéressant de noter que le taux annuel de mortalité illégale le plus élevé pour les adultes a été enregistré pendant les 3 années suivant la récolte (Tableau 3). Le taux annuel de conflits pour les adultes a diminué entre les années précédant la récolte, les années de récolte et les années suivant la récolte (Tableau 3), bien que, comme nous l'avons noté ci-dessus, les intervalles de confiance autour de certaines estimations ponctuelles étaient larges (surtout pendant les périodes plus courtes avec des échantillons plus petits comme les années de récolte et les années suivant la récolte) et se chevauchaient.

De novembre à avril des années d'exploitation, les adultes et les petits ont connu ensemble une mortalité anthropique relativement élevée (18%, dont 4% de mortalité illégale) et une mortalité naturelle relativement faible (4%, dont 1% de conflits, soit le taux le plus bas observé pendant l'étude) et une mortalité inconnue (1%) (Tableau 4). De novembre à avril des années post-récolte, la mortalité illégale (11%) a atteint son niveau le plus élevé (Tableau 4). Il n'y a pas eu de mortalité inconnue ou légale pendant les années post-récolte, mais la mortalité illégale élevée a fait que la mortalité anthropique (14%) est restée élevée à ce moment-là (Tableau 4).



**Tableau 3.** Taux de mortalité annuels estimés par cause (intervalle de confiance à 95%) pour les loups adultes porteurs de colliers émetteurs pendant différentes périodes dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les subadultes sont regroupés avec les adultes. N/A = non applicable

Cause-specific mortality	1968–2018	1968–2012	2012–2015	2015–2018
	Entire study	Pre-harvest	Harvest	Post-harvest
Natural – all	0.09 (0.07–0.11)	0.09 (0.07–0.11)	0.11 (0.03–0.19)	0.09 (0.00–0.18)
Natural – strife <sup>a</sup>	0.05 (0.03–0.07)	0.05 (0.03–0.07)	0.04 (0.00–0.09)	0.02 (0.00–0.07)
Natural – starvation and disease	0.03 (0.02–0.05)	0.03 (0.01–0.04)	0.06 (0.00–0.12)	0.05 (0.00–0.11)
Anthropogenic – all	0.09 (0.07–0.11)	0.08 (0.06–0.10)	0.18 (0.10–0.27)	0.15 (0.04–0.26)
Anthropogenic – illegal	0.05 (0.03–0.07)	0.05 (0.03–0.06)	0.07 (0.00–0.13)	0.11 (0.01–0.20)
Anthropogenic – legal-take <sup>b</sup>	0.01 (0.00–0.02)	0.01 (0.00–0.01)	0.09 (0.02–0.16)	N/A (no deaths)
Unknown	0.04 (0.02–0.05)	0.04 (0.02–0.06)	0.03 (0.00–0.08)	0.02 (0.00–0.06)

<sup>a</sup> Les morts par conflit sont des mortalités intraspécifiques (c'est-à-dire des loups tués par des loups)

<sup>b</sup> Comprend également les loups tués légalement par des agents de l'État et fédéraux pour des questions de conflit ou de nuisance

**Tableau 4.** Estimation des taux de mortalité saisonniers (novembre-avril) spécifiques à une cause (intervalle de confiance à 95 %) pour les loups radio-équipés de toutes les classes d'âge pendant différentes périodes dans la zone d'étude du loup de la forêt nationale de Superior, Minnesota, États-Unis. N/A = non applicable

Cause-specific mortality	1968–2018	1968–2012	2012–2015	2015–2018
	Entire study	Pre-harvest	Harvest	Post-harvest
Natural – all	0.06 (0.04–0.08)	0.06 (0.04–0.08)	0.04 (0.00–0.10)	0.07 (0.00–0.16)
Natural – strife <sup>a</sup>	0.03 (0.01–0.04)	0.03 (0.02–0.04)	0.01 (0.00–0.05)	0.02 (0.00–0.07)
Natural – starvation and disease	0.03 (0.01–0.04)	0.03 (0.01–0.04)	0.03 (0.00–0.07)	0.02 (0.00–0.07)
Anthropogenic – all	0.08 (0.06–0.10)	0.07 (0.05–0.09)	0.18 (0.09–0.27)	0.14 (0.03–0.25)
Anthropogenic – illegal	0.05 (0.03–0.07)	0.05 (0.03–0.06)	0.04 (0.00–0.10)	0.11 (0.01–0.22)
Anthropogenic – legal-take <sup>b</sup>	0.01 (0.00–0.02)	0.01 (0.00–0.01)	0.11 (0.03–0.19)	N/A (no deaths)
Unknown	0.02 (0.01–0.03)	0.02 (0.01–0.04)	0.01 (0.00–0.05)	N/A (no deaths)

<sup>a</sup> Les morts par conflit sont des mortalités intraspécifiques (c'est-à-dire des loups tués par des loups)

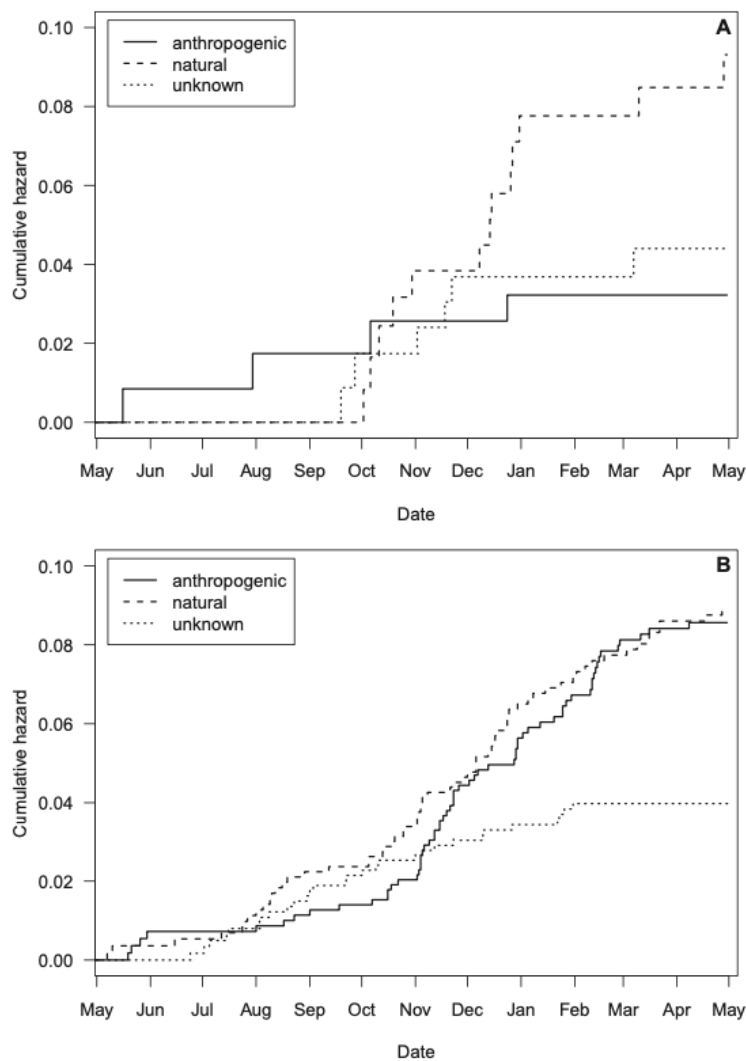
<sup>b</sup> Comprend également les loups tués légalement par des agents de l'État et fédéraux pour des questions de conflit ou de nuisance

Pendant les années précédant l'abattage des adultes, la mortalité anthropique annuelle était plus élevée chez les loups non sauvages que chez les loups sauvages (9% contre 3%), mais la mortalité naturelle annuelle et la mortalité inconnue étaient similaires pour les deux groupes (9% et 4%, respectivement) (Figure 4, tableau 5). De novembre à avril des années précédant la récolte des adultes, la mortalité anthropique était plus élevée chez les loups non sauvages que chez les loups sauvages (7% contre 1%), tout comme la mortalité illégale (5% contre 1%), alors que la mortalité naturelle était similaire pour les deux groupes (6%) (tableau 6).

Pendant les années de récolte des adultes, il n'y a eu aucune mort naturelle et aucune mort inconnue chez les loups sauvages, contre 14% de mortalité naturelle annuelle et 4% de mortalité inconnue annuelle chez les loups non sauvages (Tableau 5). La mortalité anthropique annuelle des adultes était élevée pendant les années de récolte, tant pour les loups sauvages que pour les loups non sauvages (bien que les intervalles de confiance soient larges pour les estimations) (Tableau 5). La mortalité anthropique saisonnière (novembre-avril) des adultes était plus élevée chez les loups non sauvages que chez les loups sauvages (19% contre 13%) pendant les années de récolte (Tableau 6).

### 3.3. Régression des risques proportionnels de Cox

La récolte était un prédicteur significatif de la survie annuelle des adultes au cours de la période 1968-2015 ( $z = 2,5, p = 0,013$ ), les individus étant plus susceptibles de mourir au cours des années de récolte que des années avant la récolte (rapport de risque = 1,74, IC à 95 % = 1,13-2,70). Ainsi, pour évaluer les prédicteurs à long terme de la mortalité non affectés par les 3 années de récolte, nous avons analysé les données de 1968 à 2012 (avant la récolte). Les échantillons (c'est-à-dire les événements par strate) étaient trop petits pour modéliser de manière robuste les rapports de risque (c'est-à-dire que les courbes de survie se croisaient, les risques n'étaient pas proportionnellement cohérents) pendant les années 2012-2015 (récolte) et 2015-2018 (post-récolte).



**Fig. 4.** Risque cumulatif annuel (1<sup>er</sup> mai-30 avril) de mortalité par cause (anthropique, naturelle, inconnue) pour les loups adultes munis de colliers émetteurs entre 1968 et 2012 (avant la récolte), classés selon qu'ils ont été capturés dans la région sauvage de Boundary Waters Canoe Area (A) ou hors de la région sauvage (B) dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis

Pour le modèle additif incluant le sexe, la capture en milieu sauvage, l'indice de densité des loups et la NAO, aucune variable n'était un prédicteur significatif de la survie annuelle des adultes. Annuellement, l'indice de densité des loups était un prédicteur marginalement significatif ( $z = -1,7$ ,  $p = 0,098$  ; hazard ratio = 0,86, 95% CI = 0,72-1,03) de la survie des adultes. De même, pour le même modèle additif, aucune variable n'était un prédicteur significatif de la survie saisonnière des adultes en mai-octobre ou en novembre-avril. En mai-octobre, l'indice de densité des loups était un prédicteur marginalement significatif ( $z = -1,8$ ,  $p = 0,078$  ; rapport de risque = 0,75, IC à 95% = 0,54-1,03) de la survie des adultes. Cependant, de novembre à avril, lorsque les petits étaient inclus, la classe d'âge ( $z = 3,1$ ,  $p = 0,002$ ) et la capture dans la nature ( $z = -2,0$ ,  $p = 0,042$ ) étaient des prédicteurs significatifs de la survie, les petits étant plus susceptibles de mourir que les adultes (rapport de risque = 1,84, IC à 95% = 1,25-2,71), et les loups vivant dans la nature étant moins susceptibles de mourir que les loups ne vivant pas dans la nature (rapport de risque = 0,59, IC à 95% = 0,35-0,98). Nous notons que la classe d'âge a montré une violation significative de la proportionnalité ( $\chi^2 = 5,2$ ,  $p = 0,023$ ) ; cependant, l'inspection des courbes de survie a montré qu'elles ne se croisaient pas ; au contraire, la survie des louveteaux a baissé précipitamment par rapport à la survie des adultes au début de la saison. De plus, de novembre à avril, lorsque les petits étaient inclus, le sexe était un prédicteur de survie légèrement significatif ( $z = -1,9$ ,  $p = 0,053$ ), les

mâles étant moins susceptibles de mourir que les femelles (rapport de risque = 0,73, IC à 95% = 0,53-1,00).

Les modèles de régression CPH **stratifiés** ont indiqué que la capture en milieu sauvage, la classe d'âge et le sexe étaient des prédicteurs significatifs de la mortalité par cause des loups radio-équipés entre novembre et avril de la période 1968-2012. La capture en milieu naturel était un prédicteur significatif de la mortalité d'origine anthropique ( $z = -2,6, p = 0,008$ ), les loups sauvages étant moins susceptibles de mourir de causes humaines que les loups non sauvages (rapport de risque = 0,07, IC à 95% = 0,01-0,50). La classe d'âge était un prédicteur significatif de la mortalité anthropique ( $z = 2,1, p = 0,035$ ) et de la mortalité inconnue ( $z = 2,6, p = 0,009$ ), les petits étant plus susceptibles que les adultes de mourir de causes humaines (rapport de risque = 1,84, IC 95% = 1,04-3,24) et de causes inconnues (rapport de risque = 3,10, IC 95% = 1,32-7,25). Le sexe était un prédicteur significatif de la mortalité anthropique ( $z = -2,2, p = 0,028$ ), les mâles étant moins susceptibles que les femelles de mourir de causes humaines (rapport de risque = 0,57, IC 95% = 0,34-0,94).

**Tableau 5.** Taux de mortalité annuels estimés par cause (intervalle de confiance à 95%) entre 1968 et 2012 (avant la récolte) et entre 2012 et 2015 (récolte) pour les loups adultes munis d'un radiocollant capturés dans la zone de nature sauvage de Boundary Waters Canoe Area et ceux capturés en dehors de cette zone dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les subadultes sont regroupés avec les adultes. N/A = non applicable

Cause-specific mortality	1968-2012		2012-2015	
	Wilderness	Non-wilderness	Wilderness	Non-wilderness
Natural – all	0.09 (0.04–0.15)	0.09 (0.07–0.11)	N/A (no deaths)	0.14 (0.04–0.23)
Natural – strife <sup>a</sup>	0.06 (0.02–0.10)	0.05 (0.03–0.07)	N/A (no deaths)	0.05 (0.00–0.11)
Natural – starvation and disease	0.02 (0.00–0.05)	0.03 (0.01–0.05)	N/A (no deaths)	0.08 (0.00–0.15)
Anthropogenic – all	0.03 (0.00–0.07)	0.09 (0.06–0.11)	0.21 (0.00–0.43)	0.18 (0.08–0.28)
Anthropogenic – illegal	0.02 (0.00–0.05)	0.05 (0.03–0.07)	0.09 (0.00–0.26)	0.07 (0.00–0.14)
Anthropogenic – legal-take <sup>b</sup>	N/A (no deaths)	0.01 (0.00–0.01)	0.12 (0.00–0.28)	0.08 (0.00–0.16)
Unknown	0.04 (0.01–0.08)	0.04 (0.02–0.06)	N/A (no deaths)	0.04 (0.00–0.10)

<sup>a</sup> Les décès dus à des conflits sont des mortalités intraspécifiques (c'est-à-dire des loups tués par des loups)

<sup>b</sup> Comprend également les loups tués légalement par des agents de l'État et fédéraux pour des raisons de conflit ou de nuisance

**Tableau 6.** Estimation des taux de mortalité saisonniers (novembre-avril) spécifiques à une cause (intervalle de confiance à 95%) entre 1968 et 2012 (avant la récolte) et entre 2012 et 2015 (récolte) pour les loups adultes munis de radiocollants capturés dans la zone de nature sauvage de Boundary Waters Canoe Area et ceux capturés en dehors de cette zone dans la zone d'étude du loup de la Superior National Forest, Minnesota, États-Unis. Les subadultes sont regroupés avec les adultes. N/A = non applicable

Cause-specific mortality	1968-2012		2012-2015	
	Wilderness	Non-wilderness	Wilderness	Non-wilderness
Natural – all	0.06 (0.02–0.10)	0.06 (0.04–0.08)	N/A (no deaths)	0.06 (0.00–0.13)
Natural – strife <sup>a</sup>	0.05 (0.01–0.09)	0.03 (0.01–0.05)	N/A (no deaths)	0.02 (0.00–0.07)
Natural – starvation and disease	0.01 (0.00–0.02)	0.03 (0.01–0.04)	N/A (no deaths)	0.04 (0.00–0.09)
Anthropogenic – all	0.01 (0.00–0.02)	0.07 (0.05–0.09)	0.13 (0.00–0.31)	0.19 (0.08–0.29)
Anthropogenic – illegal	0.01 (0.00–0.02)	0.05 (0.03–0.07)	N/A (no deaths)	0.06 (0.00–0.13)
Anthropogenic – legal-take <sup>b</sup>	N/A (no deaths)	0.01 (0.00–0.01)	0.13 (0.00–0.31)	0.09 (0.00–0.18)
Unknown	0.03 (0.00–0.06)	0.02 (0.00–0.03)	N/A (no deaths)	0.02 (0.00–0.07)

<sup>a</sup> Les morts par conflit sont des mortalités intraspécifiques (c'est-à-dire des loups tués par des loups)

<sup>b</sup> Comprend également les loups tués légalement par des agents de l'État et fédéraux pour des questions de conflit ou de nuisance

## 4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### 4.1. Survie

Chez les mammifères à longue durée de vie comme les loups (Mech, 1988 ; Schmidt, 2020), la survie des adultes est généralement beaucoup moins variable que celle des animaux plus jeunes, même de petits changements exercent une influence disproportionnée sur la dynamique des populations (Eberhardt, 2002 ; Gaillard et al., 1998 ; Patterson et Murray, 2008). Dans le Yellowstone, la survie des adultes a eu l'effet le plus fort sur la dynamique de la population (Smith et al., 2020). La survie des adultes dans notre étude était généralement élevée pendant les années

précédant la récolte (79%) et était similaire aux taux rapportés dans les études sur les loups qui utilisaient aussi au moins partiellement des zones protégées, comme Cubaynes et al. (2014), Hebblewhite et Whittington (2020) et Smith et al. (2010). Sans surprise, la survie des adultes a chuté dans notre étude pendant les années de récolte (68%). La survie plus faible des adultes pendant la récolte a probablement contribué au déclin continu de la population dans notre étude (Fig. 2). Notamment, la survie annuelle des adultes dans notre étude était plus élevée que celle des loups  $\geq 5$  mois marqués par radio dans le centre-nord du Minnesota entre 1980 et 1986 (64%) (Fuller, 1989), mais notre estimation de la survie annuelle n'incluait pas les louveteaux. Comme d'autres études, nous n'avons pas trouvé de soutien cohérent pour les différences spécifiques au sexe dans la survie des loups (Fuller, 1989 ; Smith et al., 2020 ; mais voir O'Neil et al., 2017 où les mâles avaient des taux de survie plus faibles). Cependant, le sexe était marginalement significatif sur le plan saisonnier (novembre-avril) pendant les années précédant la récolte, les mâles étant moins susceptibles de mourir que les femelles. Bien que les intervalles de confiance soient larges, la survie saisonnière (novembre-avril) des petits (81%) était inférieure à celle des subadultes et des adultes (86% chacun) entre 2000 et 2018. La survie saisonnière (novembre-avril) des petits (79%) était (comme prévu) inférieure à celle des adultes (86%) pendant les années précédant la récolte, et similaire à celle observée dans le centre-nord du Minnesota entre 1980 et 1986 (Fuller, 1989). À Yellowstone, les petits sont suivis à partir de l'âge de 10 à 14 jours, la majorité des mortalités de petits se produisant pendant l'été (bien que la mortalité hivernale des petits ait augmenté ces dernières années, de sorte que le calendrier annuel de la plupart des mortalités de petits pourrait changer ; Smith et al.) Dans ce cas, la survie des petits était habituellement  $>70\%$  pour la plupart des années (Smith et al., 2020 ; Stahler et al., 2013). Comme notre estimation de la survie des petits n'inclut que les petits qui ont déjà survécu jusqu'en novembre, elle surestime la survie réelle des petits.

Bien que les loups sauvages aient eu tendance à présenter un taux de survie plus élevé que les loups non sauvages tout au long de l'étude, la différence était plus marquée les années de récolte et les années post-récolte, lorsque le taux de survie des loups sauvages est resté relativement élevé (similaire aux niveaux d'avant la récolte) et que le taux de survie des loups non sauvages a chuté (par rapport aux niveaux d'avant la récolte). Les niveaux annuels de population de loups ne sont pas toujours affectés négativement par les prélèvements, en fonction de facteurs tels que le taux de prélèvement total et la proportion d'animaux reproducteurs tués (Fuller et al., 2003). Néanmoins, la réduction de la survie des adultes et des petits pendant les années de prélèvement a des répercussions biologiques au-delà des niveaux de population - jusqu'aux meutes individuelles - car le recrutement (Ausband et al., 2015 ; Rutledge et al., 2010), la composition de la meute (Bassing et al., 2020 ; Rutledge et al., 2010) et le désordre social (Borg et al., 2015 ; Rutledge et al., 2010) peuvent être affectés.

#### 4.2. Causes de mortalité spécifique

Tout au long de notre étude, les taux annuels de mortalité naturelle et anthropique des adultes étaient largement équilibrés (9%), mais la mortalité anthropique était beaucoup plus élevée pendant les années de récolte (18%) et les années post-récolte (15%), la mortalité illégale atteignant un pic pendant les années post-récolte (11%). Nos comptages annuels de loups ont fortement diminué après l'hiver 2008/2009 (Fig. 2). Ainsi, alors que les taux les plus élevés de mortalité anthropique se sont produits pendant la récolte et sont restés élevés par la suite, la mortalité liée à la récolte qui a commencé en 2012 n'a pas pu causer le déclin initial, bien qu'elle ait probablement contribué à la poursuite du déclin. Dans le parc national et la réserve des Portes de l'Arctique, alors nouvellement

créés en Alaska, la mortalité due à la récolte (12%) était à peu près égale à la mortalité naturelle (11%) (Adams et al., 2008). Dans le parc provincial Algonquin, au Canada, la mortalité naturelle a largement remplacé la mortalité anthropique lorsque la récolte a été interdite (Rutledge et al., 2010). Dans le parc national de Yellowstone, où les loups sont protégés et où les impacts humains sont réduits, la plupart des loups sont morts de causes naturelles (Smith et al., 2020). Malgré la protection légale, le taux de mortalité d'origine humaine des loups  $\geq 5$  mois porteurs de colliers émetteurs dans le centre-nord du Minnesota entre 1980 et 1986 était d'au moins 29% (80% de la mortalité identifiée était d'origine humaine, dont 30% abattus par balle et 21% tués par une cause humaine indéterminée) (Fuller, 1989). La mortalité anthropique (principalement le contrôle légal et l'abattage illégal, mais aussi les collisions avec des véhicules, les prélèvements légaux au Canada et d'autres sources anthropiques) était supérieure à la mortalité naturelle (68% contre 21%) dans trois populations de loups en voie de rétablissement (Idaho, Montana, région du Grand Yellowstone) dans le nord des Rocheuses (Murray et al., 2010). Dans le Wisconsin, deux tiers (Treves et al., 2017b) et  $\sim 60\%$  (Stenglein et al., 2018) de la mortalité totale étaient dus à des causes anthropiques, et le rapport entre la mortalité anthropique et naturelle était le plus élevé à la limite de l'aire de répartition des loups (Stenglein et al., 2018). Étant donné que notre population d'étude existe depuis longtemps et que le prélèvement n'a été légal que pendant 3 ans, on peut s'attendre à une mortalité naturelle plus élevée (par exemple, conflits et/ou famine/maladie) par rapport à une population en voie de rétablissement. Au cours des 50 années de notre étude, la plupart de la mortalité anthropique, y compris la plupart de la mortalité illégale, s'est produite entre novembre et avril, coïncidant avec la récolte des ongulés (la saison des armes à feu pour le cerf à queue blanche a lieu en novembre), et était plus élevée pour les petits que pour les adultes. Le taux de mortalité anthropique des adultes en novembre-avril était plus de trois fois supérieur à celui de mai-octobre. D'autres études ont également constaté un risque de mortalité plus élevé pour les loups adultes en hiver (Adams et al., 2008 ; Hebblewhite et Whittington, 2020 ; O'Neil et al., 2017 ; Stenglein et al., 2015).

D'après nos taux de mortalité par cause, les adultes étaient plus susceptibles de mourir de conflits que les petits (Mech, 1994 ; Mech et Barber-Meyer, 2017), tandis que les petits étaient plus susceptibles de mourir de maladie ou de faim que les adultes. Le nombre de décès annuels d'adultes dus à la maladie a diminué entre les années précédant la récolte, les années de récolte et les années suivant la récolte, ce qui suggère une réponse compensatoire potentielle (Fuller et al., 2003) et un mécanisme dépendant de la densité (Cubaynes et al., 2014 ; O'Neil et al., 2017 ; Stenglein et al., 2015). Cependant, en ne considérant que les loups non sauvages, la mortalité naturelle des adultes était plus faible pendant les années de pré-récolte que pendant les années de récolte et la mortalité inconnue des adultes est restée la même entre les périodes, ce qui suggère que l'augmentation de la mortalité anthropique observée pendant les années de récolte n'était probablement pas compensatoire (Adams et al., 2008), similaire à ce qui a été trouvé dans une méta-analyse de 21 populations de loups nord-américaines par Creel et Rotella (2010), mais voir Gude et al. (2012). Cependant, en ne considérant que les loups sauvages, il n'y a pas eu de décès naturel ou inconnu d'adultes pendant les années de récolte, ce qui suggère que la mortalité anthropique accrue observée pendant les années de récolte pourrait avoir été au moins partiellement compensatoire (Stenglein et al., 2018), bien que nos échantillons soient petits.

Pendant les années d'exploitation, il n'y a pas eu de mortalité naturelle ou inconnue chez les loups sauvages, mais la mortalité anthropique a augmenté tant chez les loups sauvages que chez les loups non sauvages. Chez les loups non sauvages, la mortalité naturelle et inconnue était encore

importante. La mortalité due au prélèvement peut être **additive**, partiellement **compensatoire** ou totalement compensatoire (Adams et al., 2008 ; Creel et Rotella, 2010 ; Fuller et al., 2003 ; Murray et al., 2010 ; Rutledge et al., 2010), et peut devenir progressivement plus additive avec l'augmentation de la densité de loups (Murray et al., 2010). Ainsi, l'augmentation des quotas de prélèvement peut être efficace pour réduire et maintenir les populations de loups à des niveaux inférieurs à ceux qui pourraient autrement être déterminés par une combinaison de la base de proies, de la régulation sociale et des conditions environnementales (Stenglein et al., 2015).

Alors que nous nous attendions à ce que les niveaux les plus élevés de mortalité anthropique se produisent pendant les années de récolte, nous n'avions pas prévu que cela resterait élevé pendant les années post-récolte, les niveaux les plus élevés de mortalité illégale annuelle des adultes (11%) se produisant après la récolte. **Cela suggère que la fermeture de la chasse au loup après trois saisons a pu entraîner une augmentation du braconnage** (Olson et al., 2015). Certains ont soutenu que les saisons de prélèvement de loups peuvent augmenter la tolérance sociale des loups (voir Epstein, 2017 pour une revue) et ainsi réduire le braconnage. Il y avait une tendance à l'augmentation de la mortalité illégale de la pré-récolte (5%) à la récolte (7%) et à la post-récolte (11%), bien que nous remarquions que les intervalles de confiance de toutes les estimations se chevauchent. **Ainsi, la récolte ne semble pas augmenter la tolérance sociale dans notre étude, mais l'arrêt de la récolte semble diminuer la tolérance sociale.** Dans le Wisconsin, le braconnage a représenté une estimation de 39 à 45% de la mortalité totale de 1979 à 2012 dans une étude (Treves et al., 2017*b*), tandis que Stenglein et al. (2018) ont utilisé une méthode d'analyse différente pour estimer un taux de mortalité annuel de 9,4% dû au braconnage sur une période similaire. Nos estimations du braconnage sont probablement des sous-estimations (Stenglein et al., 2015 ; Treves et al., 2017*a*, 2017*b*) car nous n'avons pas toujours pu différencier les disperseurs, les colliers expirés ou échoués, et les colliers détruits lorsque les loups ont été tués illégalement.

### 4.3. Régression des risques proportionnels de Cox

Les rapports de risque saisonniers (novembre-avril) pendant les années précédant la récolte ont indiqué que (comme prévu) les louveteaux étaient plus susceptibles de mourir que les adultes (Eberhardt, 2002), que les loups sauvages étaient moins susceptibles de mourir que les loups non sauvages, et que les mâles étaient moins susceptibles de mourir que les femelles (contrairement à O'Neil et al., 2017 où les mâles avaient des taux de survie plus faibles). Les louveteaux étaient plus susceptibles que les adultes de mourir de causes anthropiques et de causes inconnues, mais pas de causes naturelles, ce qui est probablement un artefact du fait que les louveteaux de notre étude ont déjà survécu jusqu'en novembre (de nombreuses morts naturelles de louveteaux se produisent avant novembre ; Smith et al., 2020 ; Stahler et al., 2013). Les loups de la nature sauvage étaient moins susceptibles que les loups de la nature non sauvage de mourir de causes anthropiques (comme nous l'avions prédit), vraisemblablement en raison de problèmes d'accès humain. Nous notons cependant que 28% des mortalités en milieu naturel étaient dus à une cause inconnue. Il est possible que certaines de ces morts soient d'origine anthropique, mais comme il n'y a pas de routes et que l'accès humain est limité (et donc que les possibilités de chasse et de braconnage sont réduites) dans la nature sauvage de notre zone d'étude, les morts d'origine anthropique y sont moins probables. De plus, comme nous avons utilisé le lieu de capture comme indicateur de l'utilisation, il est possible que les différences de dispersion entre les loups de la nature sauvage et ceux de la nature non sauvage aient affecté nos résultats, bien que nous n'ayons pas été en mesure d'examiner ce point en raison des limitations des données. Néanmoins, comme la plupart de nos données provenaient de colliers VHF, les loups qui se dispersaient étaient généralement « perdus » de notre

étude lorsqu'ils se dispersaient et contribuaient moins à nos données que les loups résidents. Les mâles étaient moins susceptibles que les femelles de mourir de causes anthropiques, mais nous ne connaissons pas de **raison biologique** à ce résultat.

Bien que nous n'ayons pas trouvé de soutien clair pour les tendances météorologiques annuelles, le sexe ou la densité des loups en tant que prédicteurs de la mortalité, nos analyses ont été limitées par de petits échantillons, de sorte que ces facteurs peuvent être importants pour certaines causes de décès (par exemple, les conflits, la famine ou la maladie) mais de manière contrastée, ce qui brouille nos analyses qui ont nécessairement regroupé les causes de mortalité. Par exemple, nous supposons que des années consécutives d'hiver rigoureux pourraient stabiliser, augmenter ou diminuer les taux de mortalité spécifiques à une cause selon la cause particulière de la mort, comme DelGiudice et al. (2006) l'ont constaté avec le cerf de Virginie. Si la taille des échantillons était suffisante, le test des facteurs ci-dessus serait instructif.

#### **4.4. Importance de la nature sauvage**

Smith et al. (2010) ont examiné l'influence des zones centrales protégées (par rapport aux zones adjacentes moins sécurisées) sur les taux vitaux des loups dans les montagnes Rocheuses du Nord entre 1982 et 2004. Dans cette étude, les loups se trouvant dans des zones centrales plus grandes et dans des zones où il y avait moins d'agriculture et moins de terres privées avaient un taux de survie plus élevé. Dans le parc national de Banff et ses environs, au Canada, les loups situés à l'extérieur du parc avaient un taux de survie annuel beaucoup plus faible (44%) que les loups du parc (84%), où le piégeage et la chasse étaient interdits (Hebblewhite et Whittington, 2020). Dans d'autres études menées dans la région des Grands Lacs, les taux de survie et/ou d'occupation des loups étaient affectés par la qualité de l'habitat, la disponibilité des proies hivernales, le développement humain, la proximité du bétail et la densité de population variant dans l'espace et dans le temps (Mech, 1989 ; Mech et al., 2019 ; Mladenoff et al., 1995, 2009 ; O'Neil et al., 2019, 2020 ; Potvin et al., 2005 ; Stenglein et al., 2015, 2018). Notre étude consistait en une zone sauvage désignée adjacente à une forêt nationale non sauvage qui ne comprenait que des terres privées limitées et aucune exploitation agricole ou d'élevage. Malgré cela, nous avons également trouvé un soutien pour l'importance des zones centrales protégées, les loups sauvages ayant tendance à avoir une survie plus élevée et moins de mortalité anthropique que les loups non sauvages. Notre zone d'étude n'incluait pas de nombreux facteurs déterminants pour la survie ou l'occupation des loups ailleurs (par exemple, la couverture des terres agricoles, les opérations d'élevage, une population en recolonisation ; Mech, 1989, 1995 ; Mladenoff et al., 1995, 2009 ; O'Neil et al., 2017, 2019, 2020 ; Potvin et al., 2005), **mais la forêt nationale non sauvage de notre étude abritait un réseau important de sentiers et de routes qui augmentait l'accessibilité humaine**. La densité des routes et l'accessibilité humaine ont été des facteurs importants de la persistance des loups dans d'autres études (Mech, 1989, 1995 ; O'Neil et al., 2019, 2020 ; Potvin et al., 2005 ; Thiel, 1985). Dans le Wisconsin, au cours des années 1980, les zones présentant des densités de routes  $>0,58 \text{ km/km}^2$  n'ont pas réussi à accueillir de loups (Thiel, 1985). Dans le Haut-Michigan, l'occupation a diminué à des densités routières plus élevées, avec un seuil prévu de  $0,7 \text{ km/km}^2$  (Potvin et al., 2005). Notre estimation de la densité moyenne des routes dans la partie non sauvage de notre zone d'étude était supérieure à ces seuils, mais notre estimation comprenait également les pistes de compactage de la neige. Mech (1989) a conclu dans une sous-section de notre zone d'étude que les zones à forte densité de routes peuvent accueillir des loups à condition qu'il y ait des zones sans routes à proximité.

Le taux de survie des loups était généralement élevé, mais il était plus élevé dans les zones sauvages, en particulier de novembre à avril des années de récolte et des années post-récolte. Bien que nous

ayons étudié une forêt nationale désignée sauvage par rapport à une forêt nationale non sauvage, la nature sauvage (ou d'autres zones protégées) serait probablement plus importante en tant que refuge et population source si elle est adjacente à une zone non protégée ou lorsque la population est au moins partiellement soumise à une récolte régulière (Benson et al., 2014 ; Hebblewhite et Whittington, 2020 ; Mech, 2017, 2021 ; Smith et al., 2010).

Notre étude s'est étendue sur 50 ans, mais comment ces résultats à long terme pourraient-ils varier dans le contexte des changements climatiques futurs ? Dans la région des Grands Lacs, on prévoit que les températures automnales et hivernales augmenteront de 5 à 8°C au cours des 100 prochaines années (Kling et al., 2003). Les températures printanières et estivales devraient augmenter de 1,5 à 2°C d'ici 2025-2035 (Kling et al., 2003). On prévoit également moins de jours de neige, des saisons de croissance plus longues, une variabilité accrue et une augmentation des précipitations hivernales et printanières (Hayhoe et al., 2009, 2010 ; IPCC, 2007). Les loups ont historiquement vécu sous des latitudes allant du centre du Mexique au Haut-Arctique (Mech, 1970), ils peuvent donc être considérés comme hautement adaptables en ce qui concerne le changement climatique, les effets se réalisant en grande partie par le biais des proies (Mahoney et al., 2020 ; Mech, 2000, 2004 ; Post et Stenseth, 1998 ; Post et al., 1999 ; Weiskopf et al., 2019 ; Wilmers et al., 2020). En général, les **distributions** des espèces de l'hémisphère nord à l'extrémité sud de leur aire de répartition se déplaceront vers le nord (Humphries et al., 2004 ; Parmesan et Yohe, 2003) (par exemple, comme l'orignal dans notre zone d'étude ; Pastor et Mladenoff, 1992 ; Weiskopf et al., 2019). Le changement climatique peut également influencer la vulnérabilité des proies aux loups (Wilmers et al., 2020), notamment par le biais de changements dans les chutes de neige (Mech et al., 1987 ; Post et al., 1999), la dynamique des maladies (ex, potentiellement une augmentation de la transmission de *Parelaphostrongylus tenuis*, le ver du cerveau, du cerf de Virginie à l'orignal ; Weiskopf et al., 2019), et du stress thermique (Lenarz et al., 2009, mais voir Mech et Fieberg, 2014 ; Weiskopf et al., 2019). Selon la façon dont ces effets se réalisent dans les populations de proies, nous nous attendons à ce que des facteurs importants de notre population de loups (survies, reproduction, dispersion) reflètent finalement des ajustements décalés de leurs populations de proies (Barber-Meyer et Mech, 2016 ; Mech et Barber-Meyer, 2015), ainsi qu'une régulation sociale dépendant de la densité (Cubaynes et al., 2014 ; O'Neil et al., 2017 ; Smith et al., 2015, 2020 ; Stenglein et al., 2018). Les changements d'habitat à long terme (par exemple, l'exploitation forestière et les incendies) et les conditions climatiques ont déjà modifié la composition des ongulés de notre zone d'étude, de sorte que le cerf de Virginie occupe une grande partie de l'ancien territoire de l'orignal (Lenarz et al., 2009), et que l'orignal occupe une partie de l'ancien territoire du cerf de Virginie (Nelson et Mech, 2006). Les loups étant des prédateurs opportunistes et très adaptables (Gable et al., 2018 ; Mech et al., 2015), nous pensons que nos résultats généraux sur l'étude de 50 ans sont assez robustes au changement climatique à court terme. Malgré tout, la création et le maintien de refuges sauvages (Mech, 2021) pourraient aider les populations de loups à accroître leur **résilience** lorsque leurs proies (comme le cerf de Virginie) seront affectées par le changement climatique en raison de l'habitat et des changements météorologiques à plus long terme (par exemple, la profondeur annuelle et la durée de la couverture neigeuse). Nos résultats en matière de survie des loups à long terme, de causes de mortalité et de risques informeront les gestionnaires fonciers, l'USFWS et les États, alors qu'ils progressent dans le processus difficile du retrait du loup gris de la liste des espèces à gérer par les États (Creel et Rotella, 2010 ; Olson et al., 2015) et dans le futur, alors que les effets potentiels du changement climatique sur les proies se réalisent (Mahoney et al., 2020 ; Mech, 2000, 2004 ; Post et al., 1999 ; Weiskopf et al., 2019 ; Wilmers et al., 2020).