

## La dynamique des populations de loups dans les montagnes Rocheuses septentrionales des États-Unis est affectée par le recrutement et la mortalité d'origine humaine

The Journal of Wildlife Management 76(1):108–118; 2012; DOI: 10.1002/jwmg.201



### Population Ecology

## Wolf Population Dynamics in the U.S. Northern Rocky Mountains Are Affected by Recruitment and Human-Caused Mortality

JUSTIN A. GUDE,<sup>1</sup> Montana Fish, Wildlife and Parks, 1420 East 6th Avenue, Helena, MT 59620, USA

MICHAEL S. MITCHELL, U.S. Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, 205 Natural Sciences Building, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA

ROBIN E. RUSSELL,<sup>2</sup> U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711 37th Street, SE, Jamestown, ND 58401, USA

CAROLYN A. SIME, Montana Fish, Wildlife and Parks, 1420 East 6th Avenue, Helena, MT 59620, USA

EDWARD E. BANGS, U.S. Fish and Wildlife Service, 585 Shepard Way, Helena, MT 59601, USA

L. DAVID MECH, U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, The Raptor Center, 1920 Fitch Ave., University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, USA

ROBERT R. REAM, Montana Fish, Wildlife and Parks Commission, 1420 East 6th Avenue, Helena, MT 59620, USA and Wildlife Biology Program, University of Montana, College of Forestry and Conservation, Missoula, MT 59812, USA

### Résumé

Des analyses fiables peuvent aider les gestionnaires de la faune à prendre de bonnes décisions, ce qui est particulièrement critique pour les décisions controversées comme le prélèvement de loups (*Canis lupus*). Creel et Rotella (2010) ont récemment prédit des déclin substantiels des populations de loups du Montana dus aux prélèvements, contrairement aux prédictions faites par le Montana Fish, Wildlife and Parks (MFWP). Nous avons reproduit leurs analyses en tenant compte uniquement des années pour lesquelles le suivi sur le terrain était cohérent, et nous avons considéré l'effet de la variation annuelle du recrutement sur la croissance de la population de loups. Plutôt que de supposer des taux constants, nous avons utilisé des méthodes de sélection de modèles pour évaluer et intégrer des modèles de facteurs déterminant les taux de recrutement et de mortalité d'origine humaine dans les populations de loups des montagnes Rocheuses du Nord. En utilisant les données de 27 années de surveillance intensive des loups, nous montrons que la variation du recrutement et de la mortalité due à l'homme affecte les taux de croissance annuels des populations de loups et que les taux de mortalité dus à l'homme ont augmenté avec la taille des populations de loups. Nous démontrons que les taux de recrutement ont diminué au fil du temps, et nous supposons que ces taux ont diminué avec l'augmentation de la taille des populations et/ou que la capacité des ressources actuelles sur le terrain à documenter les taux de recrutement est récemment devenue moins performante avec l'augmentation du nombre de loups dans la région. Les estimations de croissance positive de la population de loups dans le Montana issues de nos modèles supérieurs sont cohérentes avec les observations sur le terrain et les estimations faites précédemment par le MFWP pour la période 2008-2010, alors que les prédictions de déclin des populations de loups de Creel et Rotella (2010) ne le sont pas. La connaissance des limites des données brutes, obtenue directement ou en consultant les scientifiques qui ont collecté les données, permet de générer des inférences et des conclusions plus fiables dans les analyses des ensembles de données accessibles au public. En outre, il est urgent de mettre au point des méthodes de

surveillance efficaces pour les loups, afin que des analyses comme la nôtre soient possibles dans les années à venir, lorsque moins de ressources seront disponibles pour la surveillance.

## INTRODUCTION

La gestion des espèces controversées, dont le loup gris (*Canis lupus*), présente des défis uniques pour les professionnels de la faune sauvage. La conservation responsable de ces espèces doit tenir compte d'une variété de facteurs sociaux, politiques, biologiques et économiques (Mech 1995, Treves et Karanth 2003). Le rétablissement et la gestion des loups dans les Montagnes Rocheuses du Nord (NRM ; Bangs et al. 1998) ont permis d'obtenir une population qui a dépassé les objectifs minimaux de rétablissement (300 loups et 30 couples reproducteurs ; U.S. Fish and Wildlife Service [USFWS] et al. 2003) depuis 2002 dans chacune des trois zones de rétablissement fédérales : la zone de rétablissement du Nord-Ouest du Montana (NWMT), la zone de population expérimentale du Centre de l'Idaho (CIEPA) et la zone de population expérimentale du Grand Yellowstone (GYEPA). Le dénombrement minimal non ajusté de la population pour l'ensemble de la zone de rétablissement du MNO à la fin de 2010 était de 1 614 loups, contre 101 loups en 1995 à la suite des réintroductions de loups dans la CIEPA et la GYEPA.

Le retrait des loups du MNO (à l'exception du Wyoming) de la liste fédérale des espèces en danger en 2009 (USFWS 2009) a permis de transférer l'autorité de gestion de l'USFWS au Montana et à l'Idaho. Les populations de loups existantes dans la plupart des pays du monde ont été gérées par le prélèvement humain et/ou le contrôle de la déprédation létale (Fritts et al. 2003). De même, le Montana, l'Idaho et le Wyoming ont développé des plans de gestion des loups qui incluent un certain niveau de prélèvement public ainsi qu'une gestion de la déprédation (Mech 2010). Les populations de loups ne se sont rétablies que récemment dans ces états, et la loi fédérale exige que les populations soient suivies de près pendant 5 ans après le retrait de la liste pour s'assurer qu'elles ne tombent pas en dessous des niveaux de rétablissement requis. Il est donc essentiel d'évaluer avec précision l'état des populations et leur réaction aux programmes d'exploitation. En plus d'un travail de terrain adéquat pour obtenir des données, la modélisation des populations est un élément précieux de ce processus. Des données précises et une réalité biologique suffisante sont essentielles pour garantir que les déductions du modèle sont raisonnables.

Le recrutement est l'une des variables essentielles de la dynamique des populations de canidés et de leurs réponses aux prélèvements (par exemple, Knowlton et al. 1999). Le recrutement dans les populations de loups provenant à la fois de la dispersion (Hayes et Harestad 2000, Adams et al. 2008) et de la reproduction (Fuller 1989) est connu pour avoir des effets importants sur la dynamique des populations de loups. **Le recrutement dans les populations de loups est également très variable** (Fuller et al. 2003). La taille des portées des meutes de loups est en moyenne de 6 petits (Mech 1970), mais la survie des petits et le recrutement peuvent être très variables (par exemple, Mitchell et al. 2008, Almberg et al. 2009). Les nouvelles meutes sont formées par les membres matures des meutes existantes qui se dispersent à partir des meutes natales, s'accouplent avec des disperseurs de sexe opposé et produisent des petits (Rothman et Mech 1979). Ces deux processus ont été importants pour le recrutement de loups dans la population du MNO et ont joué un rôle dans la dynamique de la population de loups du MNO (par exemple, la survie des petits : Almberg et al. 2009 ; la dispersion : Boyd et Pletscher 1999).

Récemment, Creel et Rotella (2010) ont analysé les effets de la mortalité d'origine humaine sur les populations de loups en corrélant la croissance de la population de loups avec les taux de mortalité d'origine humaine. Creel et Rotella (2010) ne tiennent pas compte explicitement de la contribution du recrutement variable avec la relation entre la mortalité d'origine humaine et la croissance de la population de loups, ce qui est potentiellement problématique étant donné la grande variabilité de la reproduction réussie et de la formation de nouvelles meutes dans les données qu'ils ont analysées. Sur la base de leurs analyses, Creel et Rotella (2010) ont conclu que la mortalité durable causée par l'homme pour les loups du NRM était de 0,224, ce qui est sensiblement inférieur à la sagesse conventionnelle intégrée dans les plans de gestion des loups (par exemple, Montana Fish, Wildlife and Parks [MFWP] 2003) et aux résultats scientifiques précédents (Fuller et al. 2003, Adams et al. 2008, Murray et al. 2010). Ils ont également prédit que le prélèvement de loups au Montana entraînerait des déclin plus importants que ceux prédits précédemment par Montana Fish, Wildlife and Parks (MFWP 2010).

Nous avons reproduit les analyses de Creel et Rotella (2010) pour la population de loups du MNO, avec 2 changements importants. **Premièrement**, en utilisant les mêmes méthodes de modélisation et d'évaluation que Creel et Rotella (2010), nous avons évalué explicitement la contribution du recrutement en comparant les modèles de croissance de la population qui incluent la variation du recrutement à un modèle où la croissance de la population est affectée uniquement par la mortalité d'origine humaine. **Deuxièmement**, Creel et Rotella (2010) ont utilisé toutes les données annuelles des loups du MNO de 1999 à 2008, malgré les différences documentées dans l'effort de surveillance au cours de cette période (USFWS et al. 2005 : 2, Mitchell et al. 2008 : 886, USFWS 2009 : 15136), et ils n'ont pas utilisé les données de 2009 (c'est-à-dire les observations suivant le prélèvement public de loups de 2009). Nous utilisons un ensemble de données révisé pour la modélisation ; nous avons inclus les données du MNO de 2009 et exclu les données des années où la surveillance sur le terrain était nettement réduite. L'inclusion des données des années où l'effort sur le terrain était nettement plus faible pourrait entraîner des inférences trompeuses, car les comptages d'indices plus faibles seraient considérés à tort comme des changements dans la taille des populations. Enfin, nous avons également évalué des modèles de facteurs affectant les taux de recrutement et de mortalité des loups dans le MNO. En utilisant les résultats de ces exercices de modélisation, nous avons ensuite estimé les impacts de la mortalité d'origine humaine, y compris les saisons publiques de chasse au loup, sur les populations de loups du Montana. Nous avons évalué la précision de nos estimations par rapport aux prédictions de Creel et Rotella (2010) et aux données de surveillance sur le terrain, y compris les données de 2010 qui n'ont pas été utilisées dans les exercices de modélisation.

## ZONE D'ÉTUDE

Les limites de la zone fédérale de récupération des loups du NWMT, de la CIEPA et de la GYEPA recouvrent les états du Montana, de l'Idaho et du Wyoming (Mitchell et al. 2008). Les terres du NWMT appartiennent principalement à des organismes publics ou à des entreprises et sont gérées pour la production de bois. Les loups du NWMT étaient gérés comme une population en voie de disparition avant le retrait de la liste fédérale. Une grande partie de la CIEPA est désignée sauvage par le gouvernement fédéral ; les terres forestières environnantes sont un mélange de terres publiques et privées. Les loups de la CIEPA étaient gérés comme une population non essentielle et expérimentale avant le retrait de la liste fédérale. La propriété foncière dans la GYEPA est un mélange de terres publiques et privées, et la gestion locale des terres met l'accent sur la production

de bétail, à l'exception du parc national de Yellowstone. Les loups étaient gérés comme une population expérimentale non essentielle dans le GYEPA avant le retrait de la liste fédérale.

## MÉTHODES

Le personnel de l'État, de l'administration fédérale et des tribus a surveillé l'état des populations de loups dans le NRM en déployant des efforts intensifs sur le terrain. Ces agences ont documenté le nombre minimum de loups, de meutes et de couples reproducteurs (USFWS 1994). Le personnel de surveillance a utilisé la surveillance sur le terrain et les observations du public pour déterminer où les meutes de loups pouvaient exister. Un piégeage intensif dans ces zones au printemps, en été et en automne, associé à un certain nombre de piégeages aériens de loups en hiver, a permis au personnel de poser des colliers émetteurs sur les loups. Les loups marqués individuellement de chaque meute ont ensuite facilité les observations aériennes et terrestres répétées des loups voyageant avec chaque loup marqué (Mech 1973), afin de déterminer la taille de chaque meute et si elle correspondait à la définition d'une paire reproductrice. Les efforts de suivi des loups marqués ont été accrus en décembre de chaque année afin de déterminer la taille et le succès de reproduction de chaque meute de loups. Environ 30% des meutes de loups connues du MNO ont été surveillées chaque année, et les observations issues de la surveillance de ces loups ont été complétées par des enquêtes sur les traces de l'agence et des observations du public sur la taille des meutes restantes (USFWS 2009). Le 31 décembre de chaque année, le nombre minimal de populations dans chaque zone de rétablissement,  $N_{MIN}$ , a été calculé comme la somme du nombre de loups observés dans les meutes connues. Les loups documentés non affiliés à des meutes ont également été ajoutés au  $N_{MIN}$ . Les données de surveillance des loups du MNO ne sont donc pas des recensements et n'incluent pas d'ajustements pour les loups manqués lors des efforts de surveillance ; ce sont des indices de la taille de la population (Johnson 2008).

## RÉSULTATS

Nous avons effectué 27 calculs de  $\lambda$  de loups du MNO, des taux de mortalité dus à l'homme et des taux de recrutement, dont 7 pour le NWMT, 10 pour le GYEPA et 10 pour le CIEPA. Les taux vitaux variaient considérablement dans chaque zone de rétablissement de notre ensemble de données (Tableau 1). Au cours de la période 1999-2009, les  $N_{MIN}$  ont augmenté de 63 à 319 (506%) dans le TNO, de 118 à 455 (386%) dans la ZEJP et de 156 à 913 (585%) dans la ZEIC.

**Tableau 1.** Variation des taux vitaux des loups dans les Rocheuses septentrionales des États-Unis, d'après les données de surveillance sur le terrain, 1999-2009

Parameter	Recovery area <sup>a</sup>	Minimum	Maximum	CV <sup>b</sup>
$\lambda^c$	NWMT	1.02	1.35	0.10
$\lambda$	CIEPA	1.00	1.50	0.09
$\lambda$	GYEPA	0.97	1.33	0.14
Mortality	NWMT	0.06	0.45	0.53
Mortality	CIEPA	0.05	0.33	0.60
Mortality	GYEPA	0.08	0.27	0.37
Recruitment	NWMT	0.56	0.81	0.14
Recruitment	CIEPA	0.24	0.55	0.29
Recruitment	GYEPA	0.42	0.70	0.17

<sup>a</sup> NWMT, zone de rétablissement du loup du Nord-Ouest du Montana ; GYEPA, zone de population du Grand Yellowstone

<sup>b</sup> Coefficient de variation

<sup>c</sup> Taux de croissance annuel de la population

Nous avons constaté que le  $\lambda$  du MNO est affecté à la fois par la mortalité d'origine humaine et par le recrutement (Tableau 2). Ce modèle a reçu environ 16 fois plus de soutien que le modèle indiquant que le  $\lambda$  est affecté par le recrutement seul, et 187 fois plus de soutien que le modèle

indiquant que le  $\lambda$  est affecté par la mortalité d'origine humaine seule. Sur l'échelle logarithmique, le modèle supérieur contenait un intercept estimé qui ne différait pas de 0 (0,04, IC à 95% : -0,10 à 0,18), une pente négative estimée pour l'effet de la mortalité d'origine humaine (-0,49, IC à 95% : -0,83 à -0,14) et une pente positive estimée pour l'effet du recrutement (0,41, IC à 95% : 0,19 à 0,63 ; voir le tableau S1, disponible en ligne à [www.onlinelibrary.wiley.com](http://www.onlinelibrary.wiley.com)). Les tailles d'effet pour la mortalité due à l'homme et le recrutement étaient similaires, mais l'inclusion des deux covariables a augmenté la valeur  $R^2$  ajustée de 50% (c.-à-d., 0,49/0,33) par rapport au modèle avec le recrutement seul et de 250% (c.-à-d., 0,49/0,20) par rapport au modèle avec la mortalité due à l'homme seul (Tableau 2).

**Tableau 2.** Résultats de la sélection des modèles représentant l'impact de la mortalité d'origine humaine, du recrutement (production réussie de petits au sein des meutes et création de nouvelles meutes) et des deux sur le taux de croissance annuel de la population de loups,  $\lambda$ , dans le nord des Rocheuses américaines, 1999-2009

Model	$K^a$	Adj. $R^2$ <sup>b</sup>	$\Delta AIC_c$ <sup>c</sup>	$\omega^d$
Human-caused mortality and recruitment affect wolf $\lambda$	4	0.49	0.0	0.935
Recruitment affects wolf $\lambda$	3	0.33	5.5	0.060
Human-caused mortality affects wolf $\lambda$	3	0.20	10.3	0.005

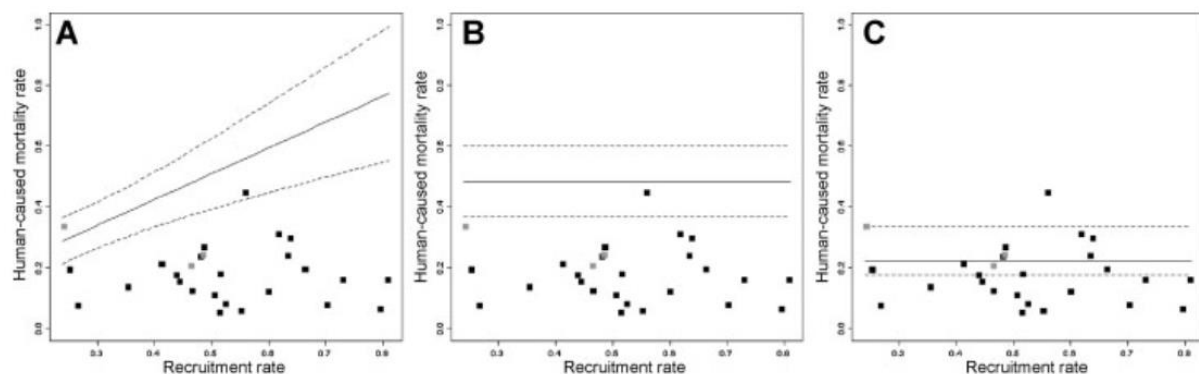
<sup>a</sup> Nombre de paramètres de modèle estimés

<sup>b</sup>  $R^2$  ajusté pour les degrés de liberté

<sup>c</sup> Différence du critère d'information d'Akaike (ajusté pour la petite taille de l'échantillon) par rapport au modèle supérieur

<sup>d</sup> Poids du modèle  $AIC_c$

Notre modèle supérieur d' $\lambda$ , incluant les effets de la mortalité d'origine humaine et du recrutement, prédit que la mortalité durable ( $\lambda \geq 1$ ) est une fonction croissante du recrutement (Fig. 1). Sur la gamme des taux de recrutement observés dans le MNO entre 1999 et 2009, ce modèle a prédit que le taux de mortalité durable d'origine humaine passait de 0,29 à 0,77. Ces prédictions de mortalité durable ont permis d'identifier correctement chaque augmentation de la population de loups dans le MNO entre 1999 et 2009, et d'identifier correctement 1 des 3 déclinés de population observés (Fig. 1). Notre modèle décrivant uniquement les effets de la mortalité d'origine humaine sur le  $\lambda$  prédit que la mortalité durable est de 0,484 (SE = 0,12) indépendamment du recrutement. Ce modèle a correctement identifié chaque augmentation de la population de loups dans le MNO entre 1999 et 2009, et a incorrectement identifié les 3 déclinés de population observés au cours de cette période (Fig. 1). La prédiction de la mortalité durable selon le modèle de Creel et Rotella (2010) a correctement identifié 18 des 24 augmentations de population observées dans le MNO entre 1999 et 2009, ainsi que 2 des 3 déclinés de population observés (Fig. 1).



**Figure 1.** Prédiction de la mortalité durable ( $\lambda \geq 1$ ) pour les populations de loups dans les montagnes Rocheuses du Nord des États-Unis à partir (A) de notre modèle supérieur de  $\lambda$  incluant les effets de la mortalité d'origine humaine et du recrutement, (B) de notre modèle décrivant uniquement les effets de la mortalité d'origine humaine sur l de loup, et (C) de la prédiction de la mortalité durable égale à 0,224, moyennée par le modèle, de Creel et Rotella (2010), qui ne prend en compte que les effets de la mortalité d'origine humaine. Les lignes pointillées dans (A) et (B) représentent



une erreur standard, et les lignes pointillées dans (C) représentent l'IC à 95% de la moyenne du modèle rapportée dans Creel et Rotella (2010). Les points répétés sur chaque panneau sont des combinaisons observées de recrutement et de mortalité d'origine humaine dans le MNO 1999-2009. Les points noirs correspondent aux augmentations de population observées et les points gris représentent les trois déclin du nombre minimum de loups ( $N_{\text{MIN}}$ ) observés dans notre ensemble de données, à savoir 0,1%, 0,8% et 2,9%. Les prédictions sont exactes si les points noirs se situent en dessous de la ligne représentant le taux de mortalité durable prédit et si les points gris se situent au-dessus de la ligne représentant le taux de mortalité durable prédit.

Notre modèle de taux de mortalité d'origine humaine le plus élevé du MNO comprenait une relation positive entre la mortalité d'origine humaine et le  $N_{\text{MIN}}$  dans chaque zone de récupération, ce qui suggère une dépendance de la densité dans les taux de mortalité d'origine humaine (voir le tableau S1, disponible en ligne à l'adresse [www.onlinelibrary.wiley.com](http://www.onlinelibrary.wiley.com)). Le modèle de mortalité d'origine humaine le plus élevé a reçu plus de 200 fois plus de poids que le modèle suivant le plus soutenu (Tableau 3), et a indiqué que les taux de mortalité d'origine humaine étaient les plus bas dans la zone GYEPA, élevés dans la zone CIEPA et les plus élevés dans la zone NWMT. Le modèle de mortalité d'origine humaine le mieux étayé indiquait également que la mortalité d'origine humaine augmentait dans la CIEPA, plus rapidement dans le NWMT, et plus rapidement dans la GYEPA, avec l'augmentation de la  $N_{\text{MIN}}$  (Fig. 2).

**Tableau 3.** Résultats de la sélection de modèles pour les modèles représentant les facteurs affectant les taux de mortalité d'origine humaine pour les loups dans le nord des Rocheuses américaines, 1999-2009

Model	$K^a$	Adj. $R^2$ <sup>b</sup>	$\Delta \text{AIC}_c$ <sup>c</sup>	$\omega^d$
Human-caused mortality is density-dependent, such that it increases with increasing size of the wolf population in each recovery area	7	0.51	0.00	0.992
Human-caused mortality differs by recovery area due to different social and livestock situations in each recovery area	4	0.07	11.04	0.004
Habitat available for wolves that does not lead to conflict with humans is full in each recovery area, so human-caused mortality increases with increases in wolf recruitment	3	-0.02	11.90	0.003
Temporal dependency drives human-caused mortality, so human-caused mortality is best predicted by the level of human-caused mortality in the previous year	3	0.19	12.50	0.002

<sup>a</sup> Nombre de paramètres de modèle estimés

<sup>b</sup>  $R^2$  ajusté pour les degrés de liberté

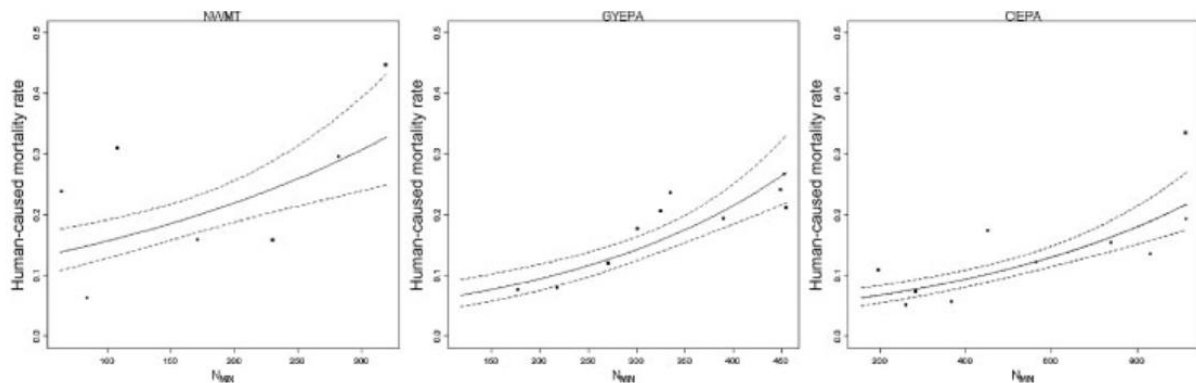
<sup>c</sup> Différence du critère d'information d'Akaike (ajusté pour la petite taille de l'échantillon) par rapport au modèle supérieur

<sup>d</sup> Poids du modèle AICc

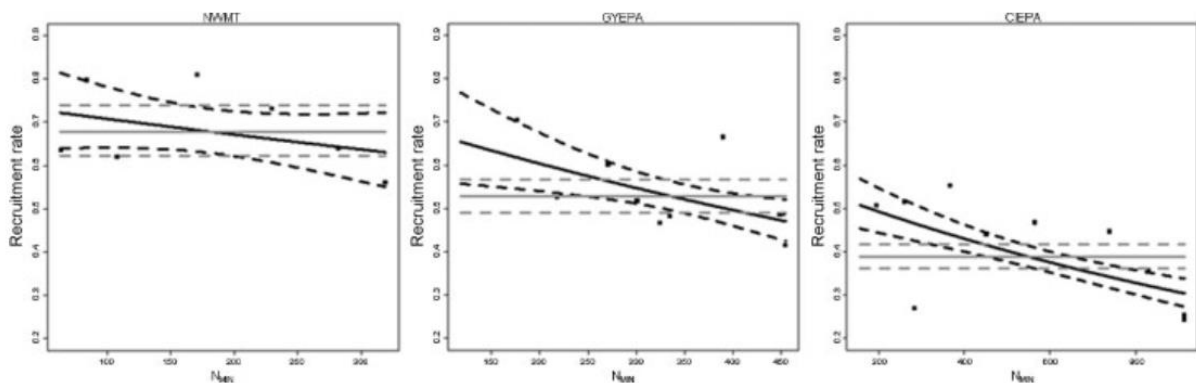
Nous avons constaté une incertitude considérable dans la sélection des modèles de taux de recrutement du MNI (Tableau 4). Les deux premiers modèles ont obtenu la totalité du poids de l'AICc. **Le premier modèle était environ deux fois plus soutenu que le second et indiquait que le recrutement dépendait de la densité dans chaque zone de récupération des loups.** Ce modèle indique que les taux de recrutement de base étaient plus faibles dans la CIEPA que dans le NWMT et la GYEPA, et que le recrutement diminuait avec l'augmentation du  $N_{\text{MIN}}$  le plus rapidement dans la GYEPA et le moins rapidement dans le NWMT (Fig. 3, voir tableau S1, disponible en ligne à [www.onlinelibrary.wiley.com](http://www.onlinelibrary.wiley.com)). Le modèle de deuxième rang indique que le taux de recrutement était le plus faible dans la CIEPA et le plus élevé dans le NWMT, mais qu'il était constant pour les  $N_{\text{MIN}}$  observées dans chaque zone (Fig. 3).

Nous avons utilisé les estimations du modèle de taux de mortalité d'origine humaine du MNO supérieur et les estimations du taux de recrutement du MNO moyen du modèle pour évaluer les effets de la mortalité d'origine humaine et du recrutement sur le  $\lambda$  du Montana dans les années suivantes. Nos estimations du nombre de loups au Montana et les prédictions du modèle de simulation du MFWP étaient similaires et prévoyaient un  $\lambda > 1$ , mais contrastaient avec les prédictions de Creel et Rotella (2010) (Tableau 5). Les estimations de notre modèle de recrutement seul et les prédictions du modèle de simulation du MFWP pour le nombre de loups au Montana

pour 2008-2010 étaient les plus élevées parmi les solutions de rechange et plus élevées que le nombre de loups observé. Le modèle de mortalité d'origine humaine seul prédisait un nombre de loups au Montana inférieur à celui indiqué par les données de surveillance sur le terrain pour 2008 et 2009, mais prédisait correctement une augmentation des populations de loups pour 2008-2010. Toutes les prédictions autres que celles de Creel et Rotella (2010) prévoyaient une croissance de la population de loups supérieure à celle observée en 2010. Contrairement à l'augmentation observée de la population de loups dans le Montana au cours de la période 2008-2010, Creel et Rotella (2010) ont prédit des populations en déclin et étaient inférieures de 25% au  $\lambda$  du Montana observé en 2008, de 28% au  $\lambda$  du Montana observé en 2009 et de 12% au  $\lambda$  du Montana observé en 2010.



**Figure 2.** Effets prévus du nombre minimum de loups ( $N_{MIN}$ ) sur les taux de mortalité d'origine humaine dans les zones de rétablissement du loup dans le nord des Rocheuses américaines, d'après le modèle supérieur des taux de mortalité d'origine humaine, 1999-2009. Les zones de rétablissement comprennent : la zone de rétablissement du loup du Nord-Ouest du Montana (NWMT), la zone de population expérimentale du Grand Yellowstone (GYEPA) et la zone de population expérimentale du Centre de l'Idaho (CIEPA). Les lignes pointillées représentent 1 SE. Les points représentent les observations



**Figure 3.** Effets prévus du nombre minimum de loups,  $N_{MIN}$ , sur le taux de recrutement (production réussie de petits au sein d'une meute et création de nouvelles meutes) dans chaque zone de rétablissement du loup dans les Rocheuses du Nord des États-Unis, en fonction des taux de recrutement des modèles supérieurs, 1999-2009. Le modèle le plus élevé est affiché en noir et indique une baisse du recrutement avec une augmentation du  $N_{MIN}$  dans chaque zone de reconstitution. Le modèle de deuxième rang est affiché en gris et indique que le recrutement diffère entre les zones de rétablissement. Les zones de rétablissement comprennent : la zone de rétablissement du loup du Nord-Ouest du Montana (NWMT), la zone de population expérimentale du Grand Yellowstone (GYEPA) et la zone de population expérimentale du Centre de l'Idaho (CIEPA). Les lignes pointillées représentent 1 SE. Les points représentent les observations.

**Tableau 5.** Prédictions des modèles de la taille minimale de la population de loups et de la croissance annuelle de la population de loups ( $\lambda$  loup) dans le Montana, aux États-Unis, sur la base de plusieurs modèles concurrents. Nous indiquons également les valeurs observées de la taille minimale de la population et du nombre de loups à des fins de comparaison

Year	Predicted minimum wolf population size							Predicted wolf $\lambda$						Observed values	
	Wolf quota <sup>a</sup>	HC <sup>b</sup>	R <sup>c</sup>	HC + R <sup>d</sup>	Model averaged <sup>e</sup>	Creel and Rotella (2010) <sup>f</sup>	FWP sim. <sup>g</sup>	HC <sup>b</sup>	R <sup>c</sup>	HC + R <sup>d</sup>	Model averaged <sup>e</sup>	Creel and Rotella (2010) <sup>f</sup>	FWP sim. <sup>g</sup>	Min. pop. size	Wolf $\lambda$
2008	0	486	504	491	492	371	509	1.15	1.19	1.16	1.17	0.88	1.21	498	1.18
2009	75	516	594	529	533	378	590	1.04	1.20	1.07	1.07	0.76	1.19	524	1.05
2010	0	583	629	594	596	498	666	1.11	1.20	1.13	1.14	0.95	1.27	566	1.08

<sup>a</sup> quota de récolte publique établi par la Commission du Montana Fish, Wildlife and Parks à l'intérieur des frontières du Montana. Le processus d'établissement des quotas a débuté en 2008, mais la saison de récolte publique n'a finalement pas été mise en œuvre en 2008 en raison d'une injonction de la cour fédérale. La récolte publique a été mise en place au Montana en 2009. La récolte publique a été planifiée et approuvée pour le Montana en 2010, mais en raison de la réinscription des loups sur la liste en 2010, la saison n'a pas été mise en œuvre

<sup>b</sup> Modèle HC : la mortalité due à l'homme affecte à elle seule le  $\lambda$  de la population de loups

<sup>c</sup> Modèle R : le recrutement (production réussie de petits au sein des meutes et création de nouvelles meutes) affecte à lui seul le  $\lambda$  loups

<sup>d</sup> Modèle HC + R : la mortalité due à l'homme et le recrutement affectent le  $\lambda$  loup

<sup>e</sup> Prédiction moyenne du modèle, basée sur les pondérations du critère d'information d'Akaike (ajusté pour la petite taille de l'échantillon) des 3 modèles de  $\lambda$  loup

<sup>f</sup> Prédictions de Creel et Rotella (2010) approximées à partir de leur figure 2.

<sup>g</sup> Prédictions décrites précédemment par le Montana Fish, Wildlife and Parks (MFWP 2010).

## DISCUSSION

Les premiers principes de l'écologie des populations dictent que la compréhension de l'impact de la mortalité d'origine humaine sur les populations animales nécessite la prise en compte explicite du **recrutement** (Conroy et Kremenetz 1990, Mills 2007 : 290). **En conséquence, nous apportons la preuve que la variation du recrutement (production de petits au sein des meutes établies et formation de nouvelles meutes) dans les populations de loups doit être explicitement prise en compte pour évaluer précisément les impacts de la mortalité causée par l'homme sur le  $\lambda$  des populations de loups.** Cela est cohérent avec les modèles de population qui sont utilisés pour prédire les effets de l'exploitation par l'homme sur la croissance ou la taille des populations d'autres espèces (par exemple, le cerf mulet [*Odocoileus hemionus*] et l'élan [*Cervus elaphus*] : White et Lubow 2002 ; gibier d'eau : Williams et Johnson 1995). **La nécessité de prendre explicitement en compte le recrutement est également cohérente avec d'autres résultats indiquant que la dispersion (Hayes et Harestad 2000, Adams et al. 2008) ou la production de petits (Fuller 1989) explique une grande partie de la variation de la dynamique des populations de loups.** La variation du **recrutement** explique également une grande partie de la variation des autres populations de grands carnivores chassés par l'homme (par exemple, les cougars [*Puma concolor*] : Cooley et al. 2009 et les ours noirs [*Ursus americanus*] : Mitchell et al. 2009). Alors que les analyses de Creel et Rotella (2010) incluaient implicitement le recrutement et la mortalité d'origine humaine en calculant le nombre de loups comme le  $N_{\text{MIN}}$  de l'année  $t + 1$  divisé par le  $N_{\text{MIN}}$  de l'année  $t$ , ils ne considéraient explicitement la mortalité d'origine humaine que comme une variable prédictive du  $\lambda$  loups. Les prédictions du  $\lambda$  issue de nos modèles incluant le recrutement ne diffèrent pas de manière significative de celles de notre modèle ne prenant en compte que la mortalité due à l'homme, et ce pour l'ensemble des données considérées (Tableau 5). L'inclusion du recrutement dans les modèles de  $\lambda$  de loup a cependant modifié le paradigme des prédictions concernant l'impact de la mortalité d'origine humaine sur le  $\lambda$  de loup pour inclure le contexte des taux de recrutement variables. Les prédictions de la mortalité durable du loup (c'est-à-dire le taux de mortalité d'origine humaine pour lequel le  $\lambda$  loup  $\geq 1$ ) deviennent une fonction du recrutement (Figure 1) ; par conséquent, les impacts



potentiels de la mortalité d'origine humaine sur le  $\lambda$  loup en général dépendent des taux de recrutement.

La principale raison des différences absolues entre les prédictions issues de nos modèles et celles de Creel et Rotella (2010 ; Tableau 5) est l'utilisation d'un ensemble de données différent. Même si le modèle de la mortalité d'origine humaine seule (créé à l'aide de la même construction de modèle que Creel et Rotella 2010) n'a pas obtenu beaucoup de poids AICc dans nos analyses du  $\lambda$ , ce modèle a prédit une augmentation des populations de loups, contrairement aux prédictions en déclin de Creel et Rotella (2010). En outre, notre prédiction du taux de mortalité durable d'origine humaine découlant de notre modèle de mortalité d'origine humaine seule était sensiblement plus élevée que celle de Creel et Rotella (2010 ; Figure 1). La principale raison de ces différences est l'omission dans nos analyses des données de surveillance des loups recueillies dans le NWMT en 2003-2004. Ces observations comprennent les changements annuels les plus spectaculaires de la  $N_{\text{MIN}}$  observés dans toutes les zones de rétablissement des loups du MNO depuis le début du rétablissement des loups dans la région au début des années 1980 et ont eu un effet de levier important sur la pente des lignes de régression estimées par Creel et Rotella (2010). **Il s'agissait d'une période où le personnel de surveillance permanent du NWMT a quitté le programme pour d'autres postes.** La surveillance des loups dans le NWMT en 2003-2004 a donc été menée soit par du personnel saisonnier, soit de manière opportuniste par du personnel permanent qui avait également des fonctions de surveillance dans d'autres zones géographiques (par exemple, USFWS et al. 2005 : 2). L'effort de surveillance durant cette période a donc été considérablement moins important que durant les autres années et portions du MNO que nous avons considérées. **Les déclin apparents du  $N_{\text{MIN}}$  dans le NWMT au cours de ces années, et l'augmentation apparente en 2005 (lorsque la surveillance intensive a repris), sont dus à la réduction de l'effort de surveillance au cours de ces 2 années** (Mitchell et al. 2008 : 886, USFWS 2009 : 15136). L'exclusion de ces données de l'analyse a permis d'éliminer une inférence forte mais fallacieuse de Creel et Rotella (2010) qui était en contradiction avec les connaissances des experts incorporées dans les plans de gestion des loups (par exemple, MFWP 2003) et les résultats de recherches antérieures (Fuller et al. 2003, Adams et al. 2008, Murray et al. 2010), et a produit des estimations cohérentes avec les observations empiriques de suivi de  $\lambda$  de loup  $> 1$  pour le Montana en 2008-2010.

Notre modélisation a également bénéficié de l'inclusion des données de surveillance de 2009 (USFWS et al. 2010). Non seulement cet ajout améliore la précision de nos déductions, mais les données de surveillance de 2009 ont été recueillies après la première saison de chasse réglementée pour les loups dans le Montana. Nos calculs du nombre de loups ont donc été influencés par l'ajout de la mortalité due à la chasse pour cette année-là, ainsi que par les résultats de la surveillance qui suggèrent une croissance de la population dans le GYEPA et le NWMT et une stabilité dans la CIEPA. Ces calculs de **croissance** ou de **stabilité** au cours d'une année où la mortalité due à l'homme est élevée ont diminué la taille de l'effet estimé de la mortalité due à l'homme sur le nombre de loups. En outre, la cohérence entre nos estimations du nombre de loups pour le Montana et les observations de surveillance pour 2008-2010 suggère que nos modèles développés à partir de toutes les données du MNO (sans chasse publique sauf une année) sont robustes à la variation de la mortalité due à l'homme associée à une chasse publique dans le Montana. Une telle validation est une étape prudente avant d'utiliser les prédictions du modèle pour informer des décisions importantes telles que le prélèvement de loups dans le MNO immédiatement après la cessation des protections de la loi sur les espèces en danger. Nous ne nous attendons pas à ce que les prédictions

généérées par nos modèles pour les années futures soient exactes dans tous les scénarios possibles. Néanmoins, les prédictions de nos modèles pour la population de loups du Montana en 2010 étaient proches du  $\lambda$  observé et prédisaient correctement un  $\lambda > 1$ , malgré le fait que nous n'ayons pas utilisé les données de 2010 pour développer nos modèles. Notre prédiction pour 2010 peut devenir plus précise si le  $N_{\text{MIN}}$  pour 2010 est augmentée en 2011. Cela pourrait se produire si des meutes de loups qui n'ont pas été détectées lors du suivi sur le terrain en 2010 sont trouvées avec des jeunes d'un an.

Cela peut se produire si des meutes de loups non détectées lors de la surveillance sur le terrain en 2010 sont trouvées avec des loups d'un an lors des efforts de surveillance sur le terrain en 2011 (comme cela a été le cas pour certaines années et zones considérées dans notre ensemble de données). Ces étapes de validation (ou des étapes similaires) ajoutent de la crédibilité à l'utilité de tout modèle prédictif pour éclairer les décisions de gestion. Leur absence remet en question la fiabilité de tout modèle de prédiction.

Une comparaison de nos résultats concernant l'impact de la mortalité et du recrutement d'origine humaine sur le  $\lambda$  loup avec ceux de Creel et Rotella (2010) soulève donc 2 points importants.

**Premièrement**, les modèles de  $\lambda$  loup du MNO qui incluent le recrutement comme covariable sont plus parcimonieux et mieux adaptés que ceux qui ne le font pas (Tableau 2). Les modèles de  $\lambda$  loup incluant le recrutement comme variable prédictive soulignent également que les impacts de la mortalité d'origine humaine dépendent des taux de recrutement, qui sont très variables pour les loups et les autres canidés. **Deuxièmement**, la création de modèles de population à partir d'indices de population nécessite un traitement et un examen attentifs des données d'indice utilisées pour construire et valider les modèles. Il est important de bien connaître les ensembles de données (par exemple, les mises en garde ou les réserves concernant les chiffres bruts) pour améliorer la qualité et la fiabilité des déductions. Une consultation et une collaboration efficaces avec les biologistes des agences qui compilent et publient les données publiques est une étape essentielle pour produire une science précise et fiable, essentielle pour prendre de bonnes décisions sur la conservation de la faune et de la flore, et pour faciliter la compréhension de ces décisions par le public. Une attention insuffisante à ces principes peut conduire à des déductions trompeuses et à des recommandations politiques erronées.

Le fait que les taux de mortalité et de recrutement dus à l'homme dépendent de la **densité** des populations de loups du NRM pourrait indiquer que les loups du NRM pourraient approcher de leur capacité en fonction de la quantité d'habitats adéquats disponibles (Oakleaf et al. 2006). Cela pourrait entraîner une augmentation des taux de mortalité dus à l'homme (Bangs et al. 2010) et des conflits intraspécifiques (Smith et al. 2010), et limiter le recrutement par des mécanismes tels que la famine et les maladies (Almberg et al. 2009). Si les populations de loups du MNO se stabilisent à un niveau proche des **capacités de charge** biologique ou des niveaux de tolérance sociale de l'homme, les populations futures de loups de l'Idaho, du Montana et du Wyoming pourraient diminuer par rapport aux taux que nous avons observés.

L'apparente dépendance de la densité dans les taux de recrutement du MNO pourrait également être due à la saturation des capacités de surveillance au cours des dernières années, la population de loups du MNO ayant continué à croître. Pour documenter le recrutement, il faut suivre à la fois les nouvelles meutes et les jeunes de l'année qui survivent, ce qui est à la fois difficile, coûteux et

long à observer. Les efforts de surveillance actuels ne permettent sans doute pas de détecter tous les recrutements ou toutes les mortalités d'origine humaine dans les populations du MNO. Le déclin apparent du recrutement au fur et à mesure que la taille des populations de loups augmente dans le MNO pourrait être lié à une détection imparfaite dans le cadre des méthodes de suivi actuelles et des **contraintes logistiques**, en particulier pour les années les plus récentes de notre ensemble de données.

Les meilleurs modèles de chacune de nos analyses n'expliquent qu'environ 50 à 60% de la variation observée de  $\lambda$  des populations de loups, des taux de mortalité d'origine humaine et des taux de recrutement, et nos modèles n'ont pas été en mesure d'identifier correctement toutes les augmentations et diminutions de population (Figure 1). Nous pensons que la variation inexpliquée est au moins partiellement due à une erreur d'échantillonnage résultant d'une détection imparfaite des loups lors des efforts de surveillance. La variation aléatoire et stochastique des taux vitaux, la variation des autres taux vitaux (tels que la mortalité naturelle ou la mortalité illégale non documentée) et la variation structurelle non prise en compte dans les taux vitaux que nous avons modélisés ont également contribué à la variation inexpliquée. Par exemple, les conflits avec le bétail peuvent limiter les populations de loups dans certaines régions (Garrott et al. 2005), tout comme la variation de la densité des proies ou le rapport entre les loups et leurs proies ongulées (Eberhardt et al. 2003). Nous n'avons pas explicitement pris en compte ces variables dans nos analyses simples, mais les travaux futurs devraient inclure des modèles incorporant ces variables. Il faut également prendre en compte la variabilité des méthodes de suivi qui produisent des estimations de la densité des proies (Rabe et al. 2002, MFWP 2005), la variation des espèces de proies disponibles et sélectionnées (Garrott et al. 2007), et l'échelle à laquelle les données sur les loups et les proies sont assemblées.

En raison de variations inexpliquées, les prédictions de l'un ou l'autre des modèles que nous avons considérés auront une précision limitée pour prédire le nombre de loups pour une année donnée, et nous reconnaissons qu'une incertitude considérable demeure quant aux impacts de la mortalité d'origine humaine sur le nombre de loups dans le MNO. Les résultats contrastés de Creel et Rotella (2010) et ceux que nous présentons peuvent être considérés comme des modèles alternatifs de prédiction de la population de loups qui intègrent une partie de cette incertitude. L'utilisation de modèles alternatifs pour prédire des paramètres qui seront ensuite surveillés est un principe de la **gestion adaptative** formelle (Williams et al. 2007). **La gestion du loup dans le Montana a été délibérément développée selon le paradigme de la gestion adaptative** (MFWP 2003, Nichols et Williams 2006). Le suivi dans le temps réduira l'incertitude sur la dynamique des populations de loups et les effets des actions de gestion sur cette dynamique en comparant les prédictions des modèles avec les données de terrain. Cela conduira à des modèles prédictifs plus précis, mais surtout à des décisions qui permettront d'atteindre les objectifs de gestion avec une fréquence accrue. Ce processus permettra de quantifier le rôle des prélèvements dans la dynamique des populations de loups et de combler les lacunes signalées dans les connaissances (Treves 2009).

## IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Lors de l'utilisation de modèles pour éclairer les décisions relatives à l'exploitation des loups, pour faire des prévisions sur les populations de loups ou pour tirer des conclusions sur les schémas existants dans les données de surveillance des loups, les gestionnaires et les chercheurs doivent explicitement prendre en compte le recrutement et la mortalité d'origine humaine. De plus, le

développement de modèles de population à partir de données d'indexation doit être fait en tenant compte des limites de ces données et en reconnaissant leurs lacunes. Enfin, les prédictions des modèles devraient être validées par rapport aux données de surveillance avant d'être utilisées pour formuler des recommandations en matière de politique de gestion. Nos résultats, ainsi que ceux précédemment présentés par le MFWP (2010) répondent à ces critères, et nous pensons que les gestionnaires peuvent les prendre en considération lorsqu'ils prennent des décisions sur les politiques publiques de prélèvements de loups.

Des données de haute qualité sur la surveillance des loups continueront d'être nécessaires pour développer des modèles prédictifs permettant d'éclairer les décisions de gestion et d'évaluer l'utilité de ces modèles prédictifs pour atteindre les objectifs de gestion des loups. La surveillance des loups dans le MNO a été financée par l'USFWS dans le cadre de la loi sur les espèces menacées, mais ce financement est incertain lorsque les loups seront retirés de la liste. **Même avec les niveaux de financement actuels, le programme de surveillance intensive n'a pas été en mesure de suivre parfaitement la croissance de la population de loups du MNO et n'a pas réussi à détecter tous les loups et les couples reproducteurs au cours des dernières années.** Le développement de méthodes fiables de suivi des loups, moins coûteuses et moins exigeantes sur le terrain, et qui tiennent compte de la détectabilité imparfaite des loups, est un besoin de recherche urgent. Sans un tel effort, il sera toujours possible de déterminer si les populations de loups du MNO atteignent ou dépassent les critères minimaux de rétablissement, mais les analyses futures du type de celles présentées ici ne seront pas aussi fiables.