

Mortalité compensatoire chez un carnivore supérieur en voie de rétablissement : les loups du Wisconsin, États-Unis (1979-2013)

Oecologia

<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4132-4>

POPULATION ECOLOGY – ORIGINAL RESEARCH



Compensatory mortality in a recovering top carnivore: wolves in Wisconsin, USA (1979–2013)

Jennifer L. Stenglein^{1,3} · Adrian P. Wydeven² · Timothy R. Van Deelen¹

Received: 20 May 2017 / Accepted: 27 March 2018

© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

Résumé

Les populations de grands carnivores terrestres sont à divers stades de rétablissement dans le monde entier et la question de savoir s'il existe une compensation dans les sources de mortalité est pertinente pour la conservation. Ici, nous montrons la variation de la survie des loups du Wisconsin de 1979 à 2013 en estimant conjointement le hasard de la fin de la radio-télémetrie des loups (point final) et la cause du point final. Dans les analyses précédentes, les loups perdus lors du suivi radio-téléométrique (perte du collier) étaient censurés de l'analyse, supposant ainsi que la perte du collier n'était pas liée à la mortalité. Notre approche nous a permis d'estimer explicitement le risque dû à la perte du collier et n'a pas nécessité de censurer ces enregistrements de l'analyse. Nous avons constaté que le taux de survie annuel moyen était de 76% et que les causes de mortalité annuelles moyennes étaient les suivantes : abattage illégal (9,4%), causes naturelles et inconnues (9,5%), et autre mortalité d'origine humaine telle que la chasse, les collisions avec des véhicules et les contrôles létaux (5,1%). Les abattages illégaux et la mortalité naturelle étaient les plus élevés en hiver, entraînant une diminution de la survie des loups par rapport à l'été. La mortalité était la plus élevée au début du rétablissement et la plus faible pendant une période de croissance soutenue de la population. Les loups ont à nouveau connu un risque plus élevé de mortalité due à l'homme par rapport à la mortalité naturelle lorsque les loups se sont étendus dans des zones où l'activité humaine était plus importante. Nous avons détecté une **compensation partielle** de la mortalité d'origine humaine et naturelle depuis 2004, lorsque la population a saturé davantage d'habitats disponibles. Avant 2004, nous avons détecté une **additivité** dans les sources de mortalité. Les évaluations des taux de survie des loups et des causes de mortalité, ainsi que la découverte d'une **compensation** partielle des sources de mortalité, contribueront aux efforts de conservation et de gestion des loups en identifiant les **sources** et les **puits**, en trouvant les zones où la conservation est nécessaire et en évaluant la délimitation des zones de gestion.

INTRODUCTION

La compréhension des taux de survie annuels et de leur dépendance à l'égard des causes interactives de mortalité dans les populations d'animaux sauvages renseigne les chercheurs et les gestionnaires sur le potentiel de croissance des populations, la fixation des quotas de récolte et les effets de l'âge, du sexe, des variables environnementales, des réponses de la population aux mesures de gestion et d'autres covariables (Fuller 1989 ; Smith et al. 2010). L'évaluation de la survie et de la mortalité spécifique à une cause en fonction du temps et de l'espace élargit notre compréhension de la survie

au sein d'une population d'animaux sauvages et permet d'identifier les **sources** et les **puits**, les zones de conservation nécessaires, la délimitation des zones de gestion, le calendrier des saisons de chasse et les **périodes de survie réduite** (Péron et al. 2011 ; O'Neil et al. 2017 ; Schwartz et al. 2010). Ici, nous analysons la mortalité du loup gris (*Canis lupus*) dans le Wisconsin depuis la recolonisation jusqu'aux premières années de prélèvement récréatif (1979-2013), fournissant ainsi des informations essentielles sur le lieu et le moment où les loups connaissent des taux de danger variables provenant de différentes sources de mortalité. Cette approche démographique spatiale informe la conservation et la gestion en détectant si la délimitation des zones de gestion s'aligne sur les risques de danger et si les changements récents dans les risques de mortalité indiquent une compensation pour la mortalité supplémentaire due à l'exploitation de l'une des populations de loups les plus étroitement surveillées au monde.

La recolonisation des loups du Minnesota vers le nord-ouest du Wisconsin a commencé au milieu des années 1970, et en 1980, cinq meutes ont établi des territoires (Wydeven et al. 2009). En 1995, la population de loups a augmenté pour atteindre plus de 80 loups répartis en 21 meutes et a étendu son territoire aux forêts du centre du Wisconsin (estimations annuelles minimales basées sur des comptages effectués au milieu de l'hiver). Le nombre minimum de loups estimé a augmenté à > 800 loups dans 213 meutes en 2012, avant la première saison de chasse au loup. **Les loups en voie de rétablissement ont d'abord occupé des habitats de haute qualité, puis ont progressivement occupé des habitats plus marginaux à mesure que la population augmentait** (Mladenoff et al. 1995 ; Mladenoff et al. 2009), **ce qui coïncide avec le ralentissement de la croissance démographique** (Van Deelen 2009). Les loups ont été retirés de la liste des espèces menacées aux États-Unis en 2012, et la législature du Wisconsin a mandaté un programme de chasse et de piégeage récréatifs des loups (Wydeven et al. 2012) qui a été mis en œuvre entre 2012 et 2014. En décembre 2014, une décision de la Cour fédérale a réinscrit les loups gris de la région occidentale des Grands Lacs (y compris le Wisconsin) sur la liste des espèces en danger (Humane Society of the United States V. Jewell, 2014 WL 7,237,702 ; D.D.C. 19 déc. 2014).

Les recherches visant à déterminer si la mortalité d'origine humaine est **compensatoire** ou **additive** aux autres causes de mortalité sont controversées et ont été identifiées comme un besoin de recherche important pour la conservation des loups (Vucetich et Peterson 2004). L'analyse des taux de mortalité des populations de loups nord-Américaines a donné lieu à des conclusions contradictoires de compensation, **d'additivité** et de **super-additivité** des sources de mortalité (Adams et al. 2008 ; Creel et Rotella 2010 ; Fuller et al. 2003). **Le taux de mortalité intraspécifique chez les loups est plus faible dans les populations de loups exploitées, ce qui suggère potentiellement des mécanismes compensatoires** (Cubaynes et al. 2014). En revanche, les loups ont une durée de vie assez longue et se reconstituent sur une grande partie de leur aire de répartition, ce qui en fait de mauvais candidats pour la compensation qui est plus importante chez les espèces à courte durée de vie et les populations à capacité de charge (Mech et Boitani 2003 ; Péron 2013). Le développement de méthodes statistiques permettant de comprendre le spectre de la compensation à l'additivité tout en tenant compte des biais rend l'évaluation de la compensation des sources de mortalité dans la population de loups du Wisconsin très opportune (Péron 2013 ; Schaub et Lebreton 2004 ; Servanty et al. 2010).

L'analyse de survie pour la population de loups du Wisconsin est également opportune en raison des récents changements de gestion, de la croissance variable de la population au cours des trois dernières décennies et dans tout le Wisconsin, et de l'avancement des méthodes permettant

d'estimer explicitement tous les risques menant à la fin d'un enregistrement de suivi. Dans la plupart des analyses de survie, les individus qui quittent l'étude (c'est-à-dire qui perdent leur marque) avant le décès sont censurés et ce processus suppose l'indépendance par rapport au décès (Klein et Moeschberger 2003). Cette hypothèse signifie que les individus censurés ne sont pas plus susceptibles de mourir que s'ils restaient suivis et dans l'étude. Dans les études de survie de la faune sauvage basées sur la télémétrie, la censure peut se produire lorsque des individus sont perdus au cours de l'étude en raison d'une défaillance du collier, d'une dispersion ou de raisons inconnues. Pour les loups, la perte du suivi radio-téléométrique (perte du collier, ci-après) peut également résulter d'un abattage illégal et de la destruction du collier radio, auquel cas le traitement comme censuré est inapproprié car la censure est confondue avec la mort (Liberg et al. 2012 ; Stenglein et al. 2015*c*). Dans cette circonstance où la censure est la mort, l'hypothèse de censure requise pour la plupart des analyses de survie n'est pas respectée (Klein et Moeschberger 2003). Une approche de l'analyse de survie qui permet une estimation explicite du processus de censure est particulièrement bénéfique pour les espèces sauvages à longue durée de vie où les individus marqués ont plus de temps pour perdre leurs marques ou sont perdus lors du suivi. L'une de ces méthodes est une approche de l'analyse de survie basée sur le risque spécifique à la cause qui sépare la tâche analytique en un risque global pour l'événement d'intérêt (c'est-à-dire le point final d'un enregistrement téléométrique) et les probabilités que l'événement d'intérêt se soit produit en raison de certaines causes (Cross et al. 2015). Ce cadre permet une certaine flexibilité dans la définition des causes d'intérêt et des échelles de temps, la modélisation explicite du processus de censure en tant que cause, l'inclusion de covariables variant dans le temps pour le risque et les probabilités aux causes spécifiques, et l'estimation simultanée de tous les paramètres.

Grâce à trois décennies d'enregistrements radio-téléométriques et à l'avènement de nouvelles méthodes d'analyse de la survie, nous avons une occasion sans précédent de comprendre la dynamique de survie d'une population de grands carnivores en cours de rétablissement qui interagit avec des sources dynamiques de mortalité d'origine humaine. En utilisant les données connues sur le devenir de 501 loups porteurs de colliers émetteurs, nous quantifions la dynamique temporelle et spatiale de la survie des loups dans le Wisconsin de 1979 à 2013. Notre événement d'intérêt était le temps jusqu'à la fin des enregistrements radio-téléométriques des loups et nous avons estimé simultanément les risques de censure et de mortalité. Avec les estimations annuelles de la survie et de la cause de mortalité, nous avons cherché des preuves de mortalité compensatoire.

Notre objectif était de quantifier les variations spatiales et temporelles des risques spécifiques aux causes de mortalité pour les loups au fur et à mesure de l'expansion de leur population et des changements de gestion, et d'évaluer nos résultats par rapport aux prédictions suivantes. Nous nous attendions à ce que les tendances des causes de mortalité spécifique soient différentes pour les deux catégories de censure (perte de collier et censure connue), car la première pourrait être due à l'abattage illégal qui a des tendances temporelles et spatiales et la seconde, nous l'avons prédit, serait plus aléatoire et donc plus uniforme dans l'espace et le temps. D'un point de vue saisonnier, nous avons prédit que la mortalité des loups due à l'abattage illégal serait la plus élevée au début de l'hiver, ce qui correspond à la saison de chasse au cerf du Wisconsin, lorsque plus de 600 000 personnes sont sur le terrain avec des armes (9 jours fin novembre ; Stenglein et al. 2015*b*). D'une année sur l'autre, nous nous attendions à ce que le taux de survie soit le plus faible au cours des premières années de rétablissement, lorsque les loups venaient de revenir au Wisconsin et qu'ils pouvaient subir un **effet Allee** (Stenglein et Van Deelen 2016). Spatialement, nous avons prédit que la survie des loups serait la plus élevée dans le nord-ouest du Wisconsin là où les loups sont

établis depuis plus longtemps. Nous avons **prédit** une **additivité** des sources de mortalité alors que la population de loups se rétablissait dans le Wisconsin et une **compensation partielle** au cours des années plus récentes alors que la population saturait l'habitat disponible (Mladenoff et al. 2009 ; Van Deelen 2009).

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

Notre zone d'étude était le nord et le centre du Wisconsin, aux États-Unis (1979-2013). Les loups occupaient principalement les régions forestières septentrionales (zones d'exploitation des loups [WHZs] 1, 2, 3 et 4 ; Fig. 1) et centrales (WHZ 5) du Wisconsin (Mladenoff et al. 2009). Nous avons limité notre analyse aux WHZ 1 à 5 car la WHZ 6 présentait une activité limitée des loups et n'était pas représentative des schémas de mortalité dans l'aire de répartition primaire des loups.

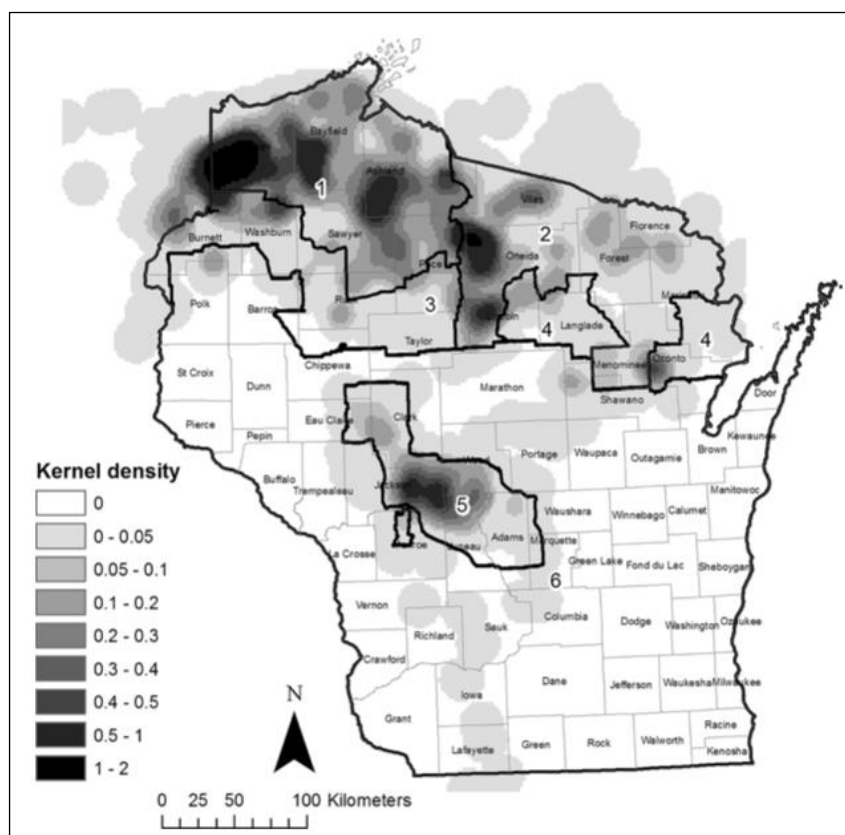


Fig. 1. Zones de chasse au loup 1-6 (désignées en 2012) avec les comtés du Wisconsin, États-Unis, et carte de densité de noyau montrant les emplacements de radiotélémetrie lissés de 501 loups gris (*Canis lupus*) radio-équipés et suivis de 1979 à 2013

Ensemble de données

Le Département des Ressources Naturelles du Wisconsin (WDNR) a fourni des enregistrements radio-télémetriques pour les loups. Le piégeage et la manipulation des loups ont été effectués sous la supervision du WDNR Animal Care and Use Committee (Wydeven et al. 2009). L'ensemble de données comprenait plus de 42 000 emplacements hebdomadaires de 501 loups capturés et suivis (novembre 1979-décembre 2013). Les loups n'étaient généralement munis de colliers émetteurs que s'ils étaient âgés de ≥ 4 mois et le piégeage ciblait les loups d'un an ou adultes dans les territoires des meutes (Wydeven et al. 2009). Toutes les directives institutionnelles et/ou nationales applicables en matière de soins et d'utilisation des animaux ont été suivies. Pour chaque site, nous avons compilé la semaine, le mois, l'année, le lieu de coordination et le résultat. Le résultat était

égal à 1 pour les emplacements qui étaient les derniers enregistrements pour les loups individuels (ci-après : point final) et à 0 sinon. Pour chaque point final, nous avons enregistré une cause classée comme suit : (1) perte de suivi pour des causes inconnues (perte de collier), (2) défaillance connue du collier ou perte de suivi pendant l'étude, puis découverte de la mort quelque temps après la fin de l'étude (censure connue), (3) mort en raison d'un abattage illégal (abattage illégal), (4) mort en raison de causes humaines autres que l'abattage illégal, y compris collision de véhicules, action de contrôle létale et récolte (autre humain), (5) mort en raison d'autres causes, y compris maladie, conflit intraspécifique et causes inconnues (naturel et inconnu). Nous n'avons pas considéré le fait de survivre jusqu'à la fin de l'étude comme un critère d'évaluation. Les ensembles de données utilisés dans cette étude sont disponibles dans les ressources en ligne et auprès de l'auteur correspondant sur demande raisonnable.

Nous avons résumé les données par semaine et par mois et conservé le dernier enregistrement de chaque loup au cours de chaque période, ce qui a donné 42 504 enregistrements hebdomadaires et 9811 enregistrements mensuels de localisation et 471 points d'arrivée. Nous avons commencé notre série d'enregistrements mensuels de localisation en mai 1980 et avons omis les enregistrements de deux loups capturés et trouvés morts en 1979 en raison d'un vide dans la série de données sans individus de novembre 1979 à mai 1980. Pour l'analyse spatiale, nous avons utilisé la base de données des enregistrements mensuels de localisation et conservé les enregistrements qui se trouvaient dans les zones humides 1 à 5 du Wisconsin. Nous avons ainsi obtenu 9078 enregistrements mensuels de localisation et 407 points finaux.

Analyse de survie.....

Test pour la mortalité compensatoire.....

RESULTATS

Ensemble de données

Parmi tous les paramètres, 41,4% étaient des pertes de collier, 10,4% étaient censurés connus, 17,2% étaient tués illégalement, 11,0% étaient tués par d'autres causes humaines et 20,0% étaient tués par des causes naturelles et inconnues.

Analyse de survie

Dans tous les modèles, les estimations supérieures à 97,5 % de R (facteur potentiel de réduction d'échelle comme mesure de la convergence du modèle) étaient toutes $\leq 1,1$ et nous avons déterminé une convergence adéquate. Nous avons estimé que la survie annuelle moyenne globale des loups porteurs de colliers radio dans le Wisconsin était de 0,759 (SD = 0,019). La mortalité annuelle moyenne globale était de 9,4% (ET = 1,7) due à l'abattage illégal, de 5,1% (ET = 1,1) due à d'autres causes humaines et de 9,5% (ET = 1,7) due à des causes naturelles et inconnues. Chaque année, 21,8% (ET = 2,1) des loups porteurs de colliers radio ont subi une perte collective (censurée inconnue) et 5,2% (ET = 1,2) ont été censés (censurée connue). Les risques hebdomadaires varient tout au long de l'année, les risques de mortalité les plus élevés étant observés en hiver (Fig. 2). Par cause, les risques d'abattage illégal ont atteint un pic à la fin du mois de novembre, ce qui correspond à la saison de chasse au cerf de neuf jours du Wisconsin, comme nous l'avions prévu. La mortalité humaine a atteint son maximum en septembre, et la mortalité naturelle et inconnue a atteint son maximum en janvier (Fig. 3). Le risque de perte de collier était le plus élevé en février et à nouveau en novembre, ce qui semble correspondre le plus à une combinaison des risques

naturels et de perte de collier, ce qui correspond partiellement à notre prédiction du risque le plus élevé de perte de collier en novembre, lorsque l'abattage illégal peut augmenter en raison de la présence de nombreux chasseurs de cerfs armés dans la nature. Le risque de censure était largement indépendant du mois, ce qui correspond à notre prédiction selon laquelle les risques de censure connus étaient plus uniformes dans le temps et présentaient un schéma différent de celui des risques de perte de colliers (Fig. 3).

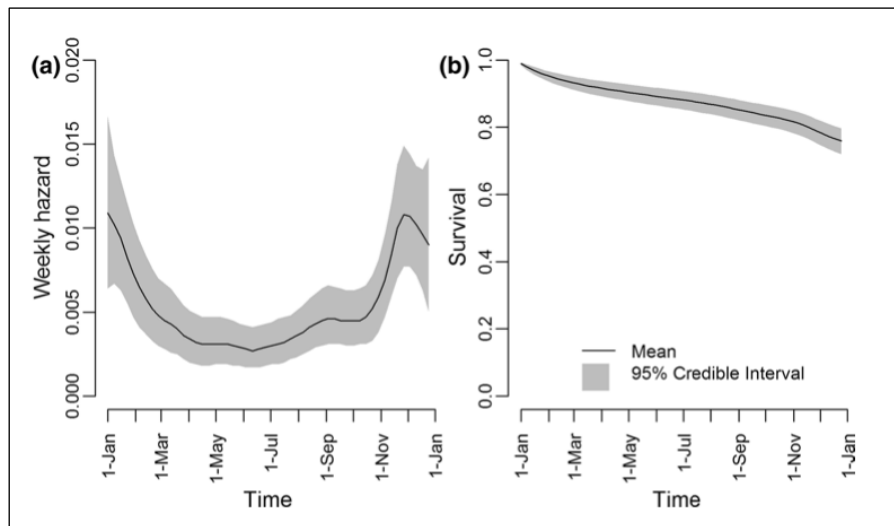


Fig. 2. a Estimation du risque hebdomadaire de mortalité et b Estimation de la survie des loups dans le Wisconsin, États-Unis, à partir d'une analyse des loups radiopistés, 1979-2013

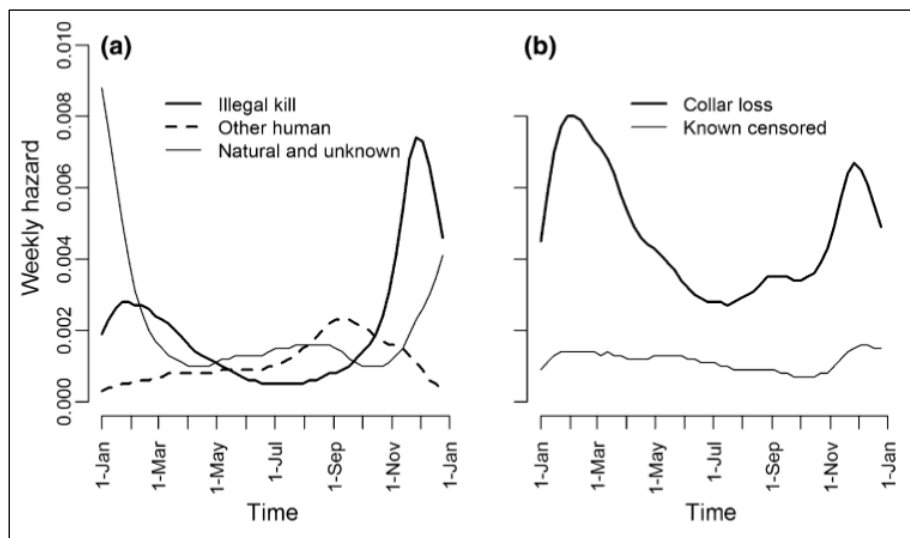


Fig. 3. Estimation du risque hebdomadaire lié aux sources de mortalité connues : a abattage illégal, mortalité due à d'autres causes humaines, mortalité naturelle et inconnue, et b perte de collier et censure connue pour les loups du Wisconsin, États-Unis, à partir d'une analyse des loups radiopistés, 1979-2013

Au cours du rétablissement de l'espèce, le risque mensuel de mortalité totale était le plus élevé au début des années 1980, ce qui correspond à notre prédiction selon laquelle le rétablissement précoce avait réduit la survie, potentiellement en raison d'un **effet Allee** (Stenglein et Van Deelen 2016). D'autres périodes de réduction de la survie ont été 2003-2005 et 2011-2013, cette dernière période pouvant être due à une dépendance de la survie à la densité lorsque les meilleurs habitats sont devenus saturés (Fig. 4). La survie annuelle a varié de 0,602 à 0,815, avec un pic de survie à la fin des années 1990 et dans les années 2000, après l'établissement de la population et pendant une période de croissance significative de la population (Fig. 4). Le risque mensuel le plus élevé

d'abattage illégal a été observé au début des années 1980 et depuis 2000. Le risque mensuel le plus élevé pour les autres types de mortalité humaine a connu un petit pic au début des années 1990 et a augmenté dans les années 2000 (Fig. 5). Le risque de mortalité naturelle était le plus élevé au milieu des années 1980 et au début des années 1990, avec un autre pic au début des années 2000 (Fig. 5). Le risque de perte de collier était le plus élevé au milieu des années 1980, s'alignant quelque peu sur le risque d'abattage illégal, et a diminué au milieu des années 1990. La diminution du risque de perte de collier au fil du temps peut s'expliquer par les améliorations apportées à la technologie des colliers émetteurs, qui ont permis d'allonger la durée de vie des piles des colliers émetteurs, et donc de réduire le nombre de pertes de colliers dues à leur défaillance. Le risque de censure était le plus élevé à la fin des années 1980 et au début des années 1990, montrant une tendance différente du risque de perte de colliers, comme prévu (Fig. 5).

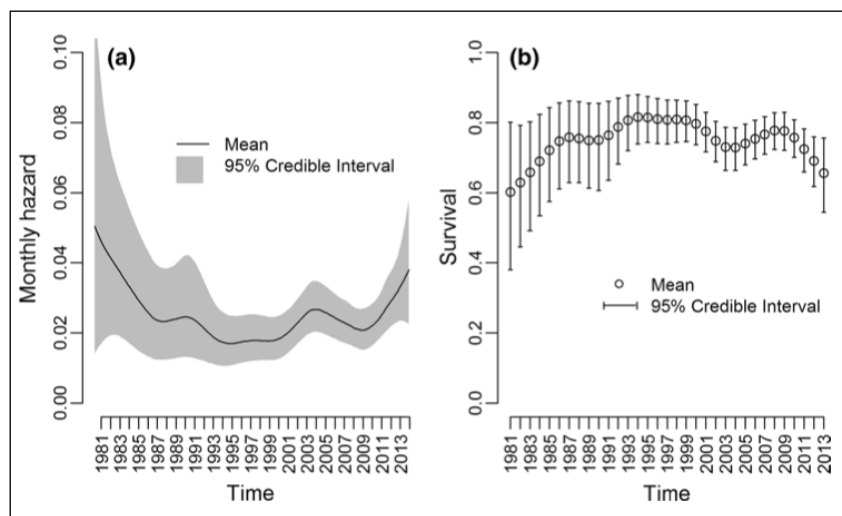


Fig. 4. a Estimation du risque mensuel de mortalité et b Estimation de la survie annuelle des loups dans le Wisconsin, États-Unis, à partir de l'analyse des loups radiopistés, 1979-2013

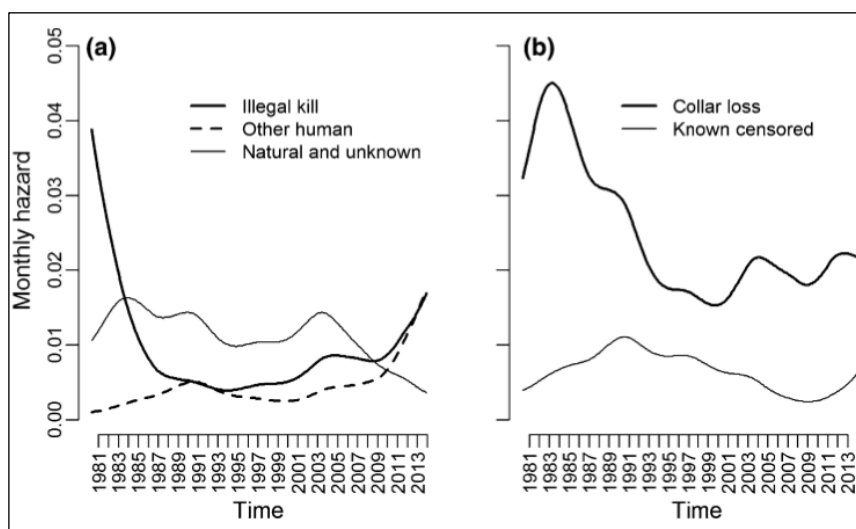


Fig. 5. Estimation du risque mensuel lié aux sources de mortalité connues (a) abattage illégal, autres mortalités d'origine humaine, mortalité naturelle et inconnue, et b perte de collier et censure connue pour les loups du Wisconsin, États-Unis, à partir de l'analyse des loups radiopistés, 1979-2013

La survie annuelle estimée était la plus élevée dans la zone centrale WHZ 1 et la zone ouest WHZ 2, où les loups étaient établis depuis le plus longtemps, ce qui correspond à nos prévisions. La survie annuelle était la plus faible et le risque d'abattage illégal le plus élevé dans les zones 2 et 4 de

l'est et dans la zone 5 du sud-est, ce qui montre une diminution dramatique de la survie à la limite de l'aire de répartition des loups du Wisconsin (Fig. 6). C'est également ici que l'écart-type de la survie annuelle était le plus élevé car il y avait peu de sites de télémétrie (Fig. 1 et 6). Les autres risques de mortalité humaine étaient les plus faibles dans la zone ouest WHZ 3, dans la zone centrale WHZ 2 et dans la zone nord WHZ 5. Le risque de mortalité naturelle et inconnue était le plus élevé dans les zones ouest 1 et 3, où les loups entraient dans le Wisconsin à partir d'une population source du Minnesota voisin (Fig. 7). Le risque de perte de collier était le plus élevé dans l'est des WHZ 2 et 4 et dans toute la WHZ 5, correspondant aux zones où le risque d'abattage illégal était le plus élevé et où la survie globale était la plus faible, et le risque de censure connu augmentait le long d'un gradient allant du nord-est au sud-ouest (Fig. 7).

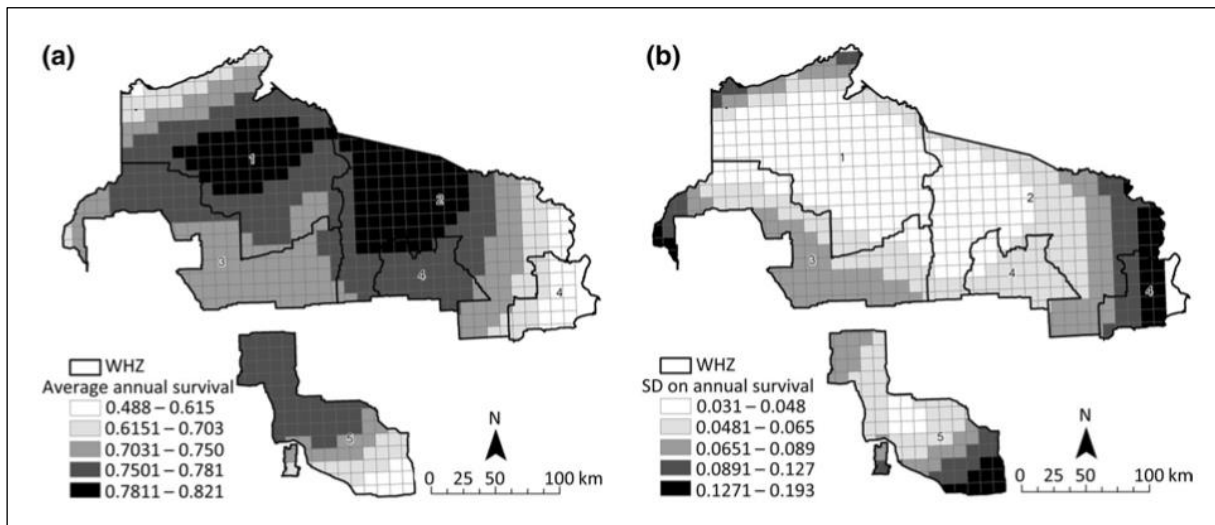


Fig. 6 a Les taux de survie annuels des loups et **b** les écarts types de survie dans les zones de prélèvement de loups (WHZs) 1-5 du Wisconsin, USA, estimés à partir des emplacements de radio-télémétrie, 1981-2013

Les rapports entre les risques de mortalité dus à l'homme et ceux dus à la nature ont révélé que la WHZ 1 et la WHZ 3 occidentale présentent à peu près le même taux de mortalité due à l'homme et à la nature (Fig. 8). En se déplaçant vers l'est, les loups rencontrent un risque de mortalité d'origine humaine 2 à 3 fois supérieur à celui d'origine naturelle dans la zone centrale WHZ 2 et un risque de mortalité d'origine humaine > 5 fois supérieur à celui d'origine naturelle dans les zones 2 et 4 de l'est, plus proches de la périphérie de leur aire de répartition dans le Wisconsin (Fig. 8).

Test de compensation de la mortalité

Une compensation complète entre la mortalité d'origine humaine et naturelle n'a pas été possible car la variance de la mortalité d'origine humaine était supérieure à la variance de la mortalité naturelle (Tableau 1 ; Péron 2013). Sur l'ensemble des années, nous avons détecté une compensation partielle des taux de mortalité des loups d'origine humaine et naturelle (Tableau 1, $C = 0,186$ [95% CrI 0,025-0,338]). Par conséquent, toute **compensation** de la mortalité causée par l'homme par une diminution de la mortalité naturelle serait au mieux partielle. Une fois séparée en deux périodes, nous n'avons pas pu rejeter l'hypothèse **d'additivité** de 1981 à 2003 ($C = -0,141$ [95% CrI -0,306-0,026]) et il y avait des preuves de **compensation partielle** de 2004 à 2013, ce qui correspond à nos prédictions (Tableau 1, $C = 0,351$ [95% CrI 0,087-0,582]). Les premières années peuvent également montrer une **super-additivité** en même temps que la population subit un **effet Allee** et les années suivantes, lorsque la population approche de la capacité de charge et sature le meilleur habitat, nous avons détecté une compensation partielle dans les sources de

mortalité. L'analyse de sensibilité a indiqué que la compensation partielle n'a pas changé avec notre choix de la mortalité naturelle moyenne, \bar{n}_0 , et de la variance de la mortalité naturelle, $\sigma_{n_0}^2$, dans une population non exploitée (Tableau 2).

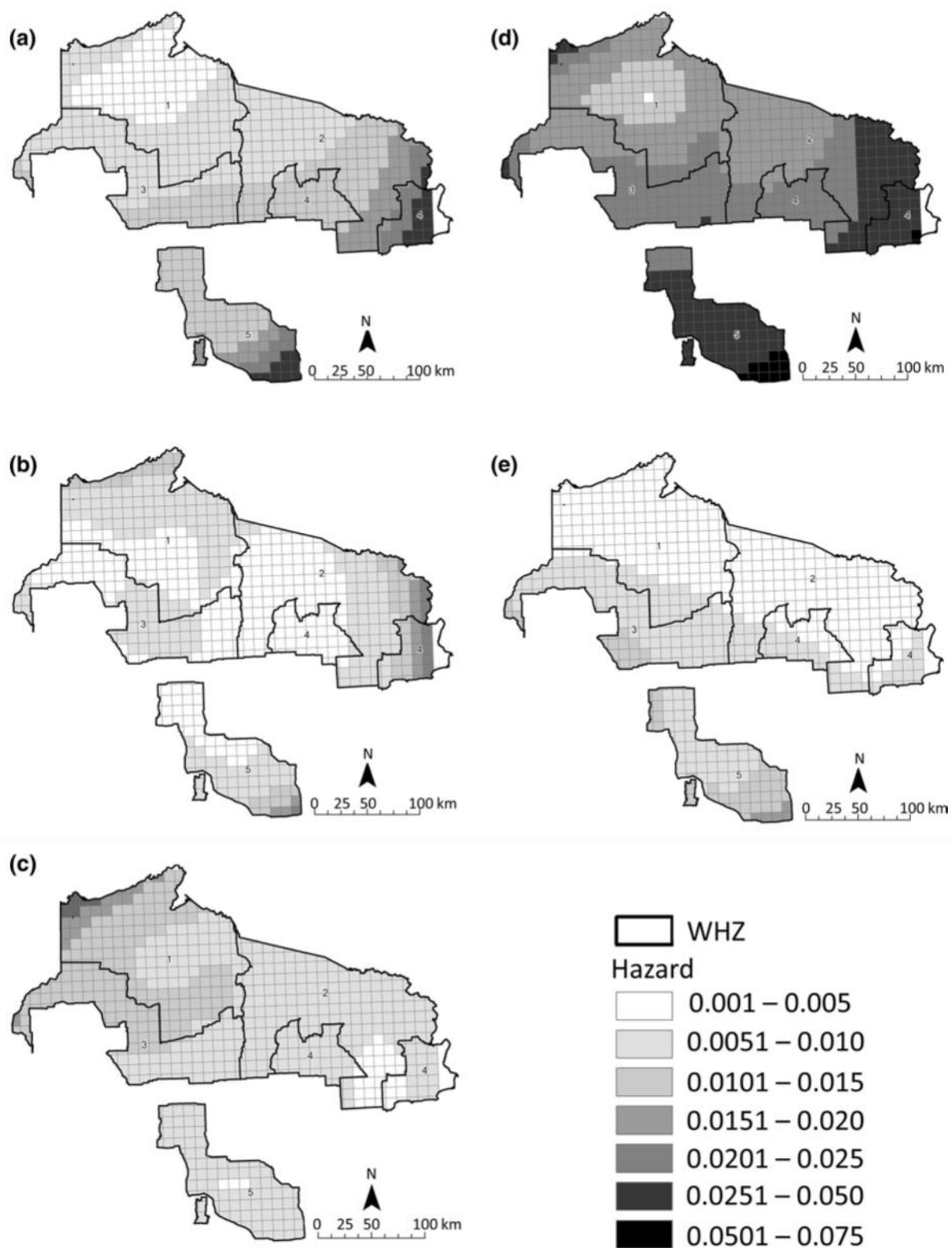


Fig.7. Estimation des risques mensuels pour les loups du Wisconsin atteignant la fin des enregistrements radio-téléométriques en raison de : **a** abattage illégal, **b** autre mortalité humaine, **c** mortalité naturelle et inconnue, **d** perte de collier, et **e** censure connue. Les risques mensuels ont été estimés et cartographiés pour les zones de prélèvement de loups (WHZs) 1-5 du Wisconsin, USA, à partir des emplacements de radio-télémetrie, 1981-2013.

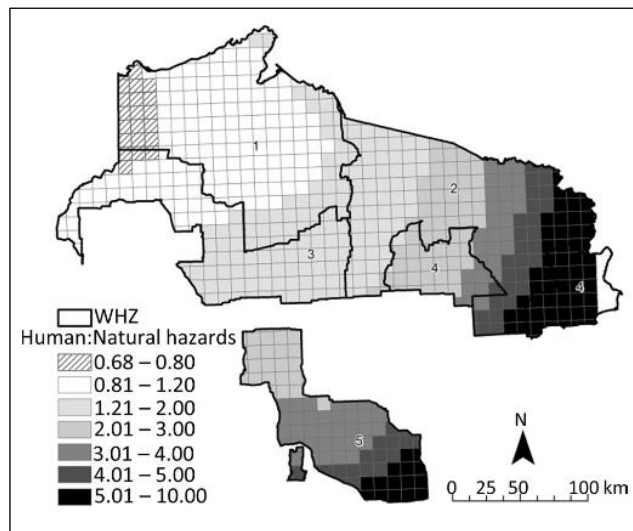


Fig. 8. Zones d'abattage de loups (WHZ) 1-5 du Wisconsin, États-Unis, montrant les rapports entre les risques de mortalité humaine (abattage illégal plus autres risques humains) et les risques de mortalité naturelle pour les loups, tels qu'estimés à partir des emplacements de radio-télémetrie, 1981-2013

DISCUSSION

Notre analyse de la survie a permis de quantifier les risques spécifiques aux causes subies par les loups porteurs de colliers émetteurs, les relations entre la survie et la localisation spatiale, ainsi qu'une compréhension de la compensation des sources de mortalité dans la population de loups du Wisconsin et des variations dans le temps (1979-2013). Nous avons constaté que les loups porteurs de colliers émetteurs au Wisconsin avaient un taux de survie annuel moyen de 76%, avec des différences substantielles au cours de l'année, depuis la recolonisation, et à travers le paysage. En raison de la petite taille de l'échantillon de jeunes loups radio-équipés, nos estimations de survie sont mieux comprises pour les loups ≥ 1 an et au sein des WHZ 1-5.

Le taux de survie annuel estimé pour la population de loups du Wisconsin était similaire à la survie annuelle à long terme des populations du nord des Rocheuses et du Michigan, aux États-Unis (75% ; O'Neil et al. 2017 ; Smith et al. 2010) et similaire à d'autres populations de loups (Fuller et al. 2003). Une analyse des carcasses de loups portant des colliers émetteurs dans le Wisconsin de 1979 à 2012 a estimé un taux de mortalité de 8 à 28% ($18\% \pm 10\%$) dont les deux tiers sont dus à des causes humaines, ce qui recoupe notre estimation de mortalité annuelle moyenne et notre constat de $\sim 60\%$ de la mortalité totale due à des causes humaines (Treves et al. 2017). Nos méthodes ont été améliorées par rapport à celles utilisées par Treves et al. (2017) car nous avons utilisé des données sur le devenir connu des loups porteurs de colliers radio au lieu des carcasses de loups qui constituent un échantillon biaisé (Stenglein et al. 2015b), et nous avons donc pu obtenir des estimations plus précises de la survie et des causes de mortalité pour des échelles spatiales et temporelles plus fines.

Les risques moyens de mortalité des loups du Wisconsin dus à l'abattage illégal et à la mortalité naturelle étaient équivalents, mais présentaient des schémas différents dans le temps et l'espace. D'un point de vue saisonnier, les deux risques ont atteint leur maximum en hiver, entraînant un risque global de mortalité plus élevé qu'en été. Le risque d'abattage illégal de loups a atteint son apogée fin novembre et début décembre, ce qui correspond à la saison de la chasse au cerf dans le Wisconsin, lorsque les gens sont sur le terrain avec des armes et ont souvent une visibilité accrue en raison de la neige et de la réduction de la couverture végétale. Le risque de morbidité naturelle pour les loups a atteint un pic un peu plus tard, de décembre à février, une période où les loups malades sont plus susceptibles de mourir en raison du stress physiologique associé à la neige et au

froid. Cette constatation corrobore une analyse des carcasses de loups du Wisconsin récupérées au cours de la même période qui a révélé que les carcasses présentant des causes d'abattage illégal et de mortalité naturelle étaient plus fréquentes en hiver qu'en été (Stenglein et al. 2015*b*). Notre constat d'une survie réduite en hiver s'aligne sur la population sauvage du Michigan (O'Neil et al. 2017), mais diffère de la population de loups du nord des Rocheuses où les chercheurs n'ont trouvé aucune différence saisonnière (Smith et al. 2010) **et des Alpes occidentales où la survie était plus élevée en hiver qu'en été** (Marucco et al. 2009). Cela est probablement dû au fait que l'été peut être une période difficile pour trouver de la nourriture dans les régions plus montagneuses, conduisant à un risque accru de mortalité naturelle, mais les loups du Wisconsin et du Michigan ne rencontrent pas de pénurie alimentaire pendant l'été.

Les périodes de mortalité les plus élevées dans l'ensemble se sont produites au début de la recolonisation jusque dans les années 1990, lorsque la croissance de la population de loups a démontré un effet Allee (Stenglein et Van Deelen 2016 ; Van Deelen 2009). La parvovirose canine et les taux d'abattage élevés des loups ont apparemment réduit la survie au cours des années 1980 (Wydeven et al. 1995). Le risque de mortalité naturelle est resté constant du début de la recolonisation jusqu'à la fin des années 2000, lorsque les risques de mortalité d'origine humaine ont augmenté. L'augmentation des autres risques de mortalité humaine au cours des dernières années reflète l'établissement de saisons de chasse récréative au loup et la diminution de la protection fédérale des loups qui a permis une utilisation accrue des mesures de contrôle légal pour répondre aux déprédations du bétail (MacFarland et Wiedenhoef 2013). Les mesures de contrôle légal étaient périodiquement disponibles depuis 2003, et notre utilisation des estimations annuelles de survie n'inclut pas les détails temporels nécessaires pour comprendre les interactions entre les abattages illégaux, les mesures de contrôle légal et l'environnement politique (Olson et al. 2015).

Le risque de mortalité naturelle était le plus élevé là où les loups ont été rétablis le plus longtemps et le risque d'abattage illégal était le plus élevé dans l'est et le sud de l'aire de répartition des loups, où les loups étaient rares et où les meutes ne se sont pas établies jusqu'à récemment, voire pas du tout. **Le risque de mortalité d'origine humaine était plus élevé que celui d'origine naturelle dans le nord-ouest, ce qui pourrait indiquer que certaines parties de l'aire de répartition des loups sont saturées et que leur survie dépend de la densité** (Mladenoff et al. 2009 ; Van Deelen 2009). Le risque de mortalité naturelle était faible voire inexistant à la périphérie de l'aire de répartition des loups. Ce manque d'uniformité dans l'espace indique que la population de loups est toujours en mouvement dans son aire de répartition (Stenglein et al. 2015*a*). **Il est probable que la limite de l'aire de répartition des loups soit une interaction dynamique entre une mortalité croissante (cette étude) et une qualité d'habitat décroissante** (Mladenoff et al. 1995 ; Mladenoff et al. 2009).

L'analyse de survie spatialement variable a inclus les données de 1981 à 2013, en lissant toutes les variations temporelles trouvées précédemment. Les travaux futurs avec des données supplémentaires devraient effectuer une analyse de survie spatiale pour un sous-ensemble temporel d'enregistrements afin d'évaluer s'il existe des changements dans les schémas spatiaux de survie pour différentes périodes. Les résultats permettraient d'aborder spécifiquement l'influence de la récolte légale sur les schémas spatiaux de survie, car la récolte n'a eu lieu que ces dernières années. De plus, il y a peu d'enregistrements dans les parties extrêmes de l'est de l'aire de répartition des loups, et nous recommandons donc la prudence dans les inférences. Nous recommandons de concentrer les déductions sur les zones centrales où les données sont nombreuses et où les loups ont été recolonisés le plus longtemps. Il existe de nombreuses extensions possibles de notre technique d'analyse, y compris l'utilisation de covariables autres que le temps et la localisation spatiale, mais nos données étaient peu nombreuses lors du lissage des risques spécifiques à la cause dans le temps et l'espace.

Nous avons adopté une approche originale pour estimer la survie des loups en ne supposant pas que les loups perdus pour le suivi (perte de collier) étaient censurés de manière indépendante. Pour modéliser les points de terminaison, il était nécessaire de séparer le modèle en un risque global de point de terminaison et des probabilités spécifiques à la cause des différents événements (Cross et al. 2015). Ce cadre présente de nombreux avantages. Dans des approches plus typiques de l'analyse de survie, nous aurions supposé que tous les loups radio-équipés ayant perdu leur collier n'étaient pas morts lors de la dernière observation et aurions surestimé le taux de survie annuel. Deuxièmement, il est possible d'inclure des covariables distinctes qui sont estimées indépendamment dans les parties du modèle. Nous pourrions supposer que des circonstances différentes affectent la survenue d'un événement (hasard) par rapport à la cause discrète associée à l'événement (probabilité spécifique à la cause). Enfin, le modèle nous a permis d'incorporer des splines de lissage séparément pour les probabilités du risque et du point final (Crainiceanu et al. 2005 ; Cross et al. 2015). Les splines de lissage étaient simples à mettre en œuvre et instructives pour visualiser la façon dont le risque cumulé, les probabilités de point final et les risques spécifiques à une cause ont changé tout au long de l'année, sur trois décennies de récupération du loup et à travers le Wisconsin.

En moyenne, chaque année, plus de la moitié des loups porteurs de colliers radio dans le Wisconsin ont connu la fin de leur enregistrement mais moins de la moitié d'entre eux ont été confirmés morts. La proportion de loups radiolocalisés ayant perdu leur collier était sous-estimée, il était donc important de traiter ce paramètre séparément et de ne pas supposer que ces loups étaient censurés indépendamment. L'hypothèse de la censure indépendante est couramment utilisée dans les analyses de survie sans évaluation du biais qu'elle peut imposer dans les estimations de survie (Murray 2006). Un modèle intégré de la population de loups du Wisconsin (2003-2011) suggère que 4% des loups ayant perdu leur collier pourraient en fait être des loups morts (Stenglein et al. 2015c). Cela peut impliquer que récemment il y a un peu plus de mortalité dans la population que ce qui est pris en compte en calculant les taux de survie uniquement à partir des loups trouvés morts. Cette mortalité supplémentaire pourrait résulter d'une partie des loups présentant une perte de collier qui étaient morts, mais non enregistrés comme tels. Cependant, durant toutes les années de recolonisation, le pourcentage de loups ayant perdu leur collier et qui auraient pu être des loups morts était < 1% (Stenglein et al. 2015c). Cela implique un taux de survie de 75% au lieu de 76% et indique que la plupart des loups avec perte de collier sont probablement censurés indépendamment au lieu d'être morts.

La population de loups du Wisconsin en voie de recolonisation a probablement connu une compensation faible ou nulle au cours des premières années de recolonisation, et une compensation partielle des sources de mortalité depuis 2003. L'additivité des sources de mortalité au début du rétablissement des loups permet de comprendre qu'une petite population ne peut pas supporter le prélèvement comme source supplémentaire de mortalité et rester stable (Anderson et Burnham 1976). Depuis 2003, la population de loups a étendu son aire de répartition et ses effectifs et pourrait avoir atteint une saturation locale dans certaines zones, comme en témoignent les taux de mortalité naturelle plus élevés. La constatation d'une compensation partielle des sources de mortalité dans les dernières années du rétablissement du loup reflète la compréhension théorique selon laquelle le potentiel de compensation est plus élevé pour les populations proches de la capacité de charge (Péron 2013 ; Sinclair et Pech 1996).