

Où sont passés tous les jeunes loups ? Le trafic et la mortalité cryptique créent un puits de population au Danemark et dans le nord de l'Allemagne


Received: 15 July 2020 | Revised: 22 January 2021 | Accepted: 26 April 2021

DOI: 10.1111/conl.12812

LETTER

Conservation Letters
A Journal of the Society for Conservation Biology
Open Access WILEY

Where have all the young wolves gone? Traffic and cryptic mortality create a wolf population sink in Denmark and northernmost Germany

Peter Sunde¹  | Sebastian Collet² | Carsten Nowak³ | Philip Francis Thomsen⁴ | Michael Møller Hansen⁵ | Björn Schulz⁶ | Jens Matzen⁷ | Frank-Uwe Michler⁸ | Christina Vedel-Smith⁹ | Kent Olsen⁹

¹ Department of Bioscience, Aarhus University, Rønde, Denmark

² Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Conservation Genetics Section, Gelnhausen, Germany

³ Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Conservation Genetics Section, Gelnhausen, Germany

⁴ Department of Biology, Aarhus University, Aarhus C, Denmark

⁵ Department of Biology, Aarhus University, Aarhus C, Denmark

⁶ Stiftung Naturschutz Schleswig-Holstein, Molfsee, Germany

⁷ Stiftung Wildtiere im Norden, Molfsee, Germany

⁸ Faculty of Forest and Environment, Eberswalde University for Sustainable Development, Eberswalde, Germany

⁹ Natural History Museum Aarhus, Aarhus C, Denmark

Résumé

Les grands carnivores recolonisent actuellement l'Europe suite à une protection légale, mais la mortalité accrue dans les paysages fortement impactés par l'homme pourrait limiter l'expansion des populations. Nous avons analysé les taux de mortalité et de disparition de 35 loups (dont trois ont émigré, neuf sont morts et 14 ont disparu au 1^{er} janvier 2020) par suivi génétique dans la péninsule de Jutland, fortement cultivée et densément peuplée (Danemark et Schleswig-Holstein, Allemagne). Les estimations du taux annuel de mortalité due au trafic varient de 0,37 (IC 95% : 0,11-0,85) à 0,78 (0,51-0,96) dans la partie Allemande, ce qui équivaut à 0,08 (0,02-0,29) - 0,25 (0,13-0,46) pour l'ensemble de la région, en l'absence de toute mortalité routière enregistrée au Danemark. Au Danemark, les estimations du taux de mortalité annuel variaient de 0,46 (0,29-0,67) à 0,52 (0,35-0,71), principalement en raison de la mortalité cryptique. Malgré des reproductions réussies, nous concluons que la région est un **puits** de population de loups, principalement dû à une mortalité cryptique, très probablement un abattage illégal. Nous émettons l'hypothèse que les rencontres fréquentes entre les loups et les persécuteurs dans les paysages cultivés peuvent causer des taux de mortalité insoutenables malgré le respect des lois de protection par la majorité des chasseurs.

1. INTRODUCTION

Les populations Européennes de grands carnivores ont rebondi suite à la mise en œuvre d'une protection légale (Chapron et al., 2014) ; par exemple, les loups (*Canis lupus* L.) en Allemagne se

sont rapidement développés, passant d'une meute en 2000 à 68 en 2015 (Reinhardt et al., 2019), fournissant des preuves de l'efficacité de la législation pour restaurer les populations. La **flexibilité** comportementale et l'**adaptabilité** ont permis aux loups d'exploiter des habitats fortement impactés par l'homme (Mech, 2017). Cependant, les taux de mortalité induits par l'homme, une cause majeure de régulation des populations de grands carnivores dans les habitats partagés avec l'homme (Chapron et al., 2014), peuvent limiter l'expansion future de la population et la distribution finale des loups dans les paysages Européens à prédominance anthropique. Là où les loups bénéficient d'une protection légale, les accidents de la route et les abattages illégaux contribuent à la majorité de la mortalité d'origine humaine. Lorsque ces taux de mortalité anthropique dépassent le succès de la reproduction, la population des habitats **puits**, finit en fin de compte par vider les populations régionales de leurs individus et empêche leur établissement dans des habitats autrement adaptés (Fahrig & Rytwinski, 2009 ; Recio et al., 2018). L'abattage illégal de grands carnivores se produit dans le monde entier, y compris en Allemagne et au Danemark (Heurich et al., 2018 ; Reinhardt et al., 2019 ; Sonne et al., 2019), et peut réguler les populations de loups localement ou régionalement (Liberg et al., 2020 ; Suutarinen & Kojola, 2017 ; Treves et al., 2017). Les facteurs sociopolitiques à l'origine de l'abattage illégal de loups sont complexes (Chapron & Treves, 2016 ; Liberg et al., 2020 ; Suutarinen & Kojola, 2018 ; von Essen et al., 2015 ; von Essen et al., 2018), tout comme leurs interactions avec les conditions du paysage. Par exemple, en Finlande, les taux d'abattage illégal parmi les loups reproducteurs munis de colliers GPS étaient positivement corrélés avec la fréquence à laquelle ils traversaient les routes et donc être accessibles aux braconniers (Suutarinen & Kojola, 2018). **En Allemagne, la survie des loups territoriaux était plus élevée à l'intérieur des zones d'entraînement militaire, apparemment en raison d'une exposition réduite aux personnels** (Reinhardt et al., 2019). Cependant, la mesure dans laquelle la mortalité des loups dans les paysages densément peuplés et cultivés d'Europe occidentale dépasse les capacités reproductives de l'espèce est restée non quantifiée.

Nous analysons ici les taux de mortalité vérifiés et apparents des loups sur la péninsule du Jutland (46 208 km²) au Danemark et Schleswig-Holstein, en Allemagne, une région intensivement cultivée, où les loups individuels font l'objet d'un suivi intensif et où l'émigration est limitée, qui a reçu un flux constant de loups immigrants en provenance de la population source d'Europe centrale. La dynamique des populations de loups dans cette région peut donc illustrer la situation dans d'autres parties de l'Europe occidentale et centrale où le devenir des individus est moins facile à surveiller.

2. MATÉRIAUX ET MÉTHODES

2.1. Zone d'étude

Schleswig-Holstein avec Hambourg (SH ; 16 430 km², 4,47 millions d'habitants, 272 km² : 10% développés, 68% de terres agricoles, 11% de forêts) et la partie Danoise du Jutland (DK ; 29 778 km², 2,58 millions d'habitants, 87 km² : 12% développés, 61% de terres agricoles, 13% de forêts, 10% de landes) constituent la péninsule du Jutland, longue de 470 km (Figure 1). Le Jutland est relié au continent d'Europe centrale (CE) par une bande de terre de 60 km de large entre Hambourg (1,83 million d'habitants) et la mer Baltique. La majeure partie de sa population humaine réside dans le district méridional de SH qui borde Niedersachsen et Mecklenburg-Vorpommern.

2.2. Suivi des loups en Allemagne et au Danemark

Les loups en Allemagne et au Danemark appartiennent à la population des plaines d'Europe centrale (Andersen et al., 2015) centrée sur l'ouest de la Pologne et l'est de l'Allemagne, avec des

couples reproducteurs uniques au Danemark, aux Pays-Bas, en Belgique et en République Tchèque. Ces pays assurent le suivi génétique de la population sur la base de 13 marqueurs microsatellites en utilisant des normes communes approuvées par le consortium CEWolf (www.senckenberg.de/CEWolf), ce qui permet de suivre les individus génotypés dans toute la zone de population (pour plus de détails, voir l'Annexe S1).

Au Danemark et en Suède, les agences gouvernementales prélèvent systématiquement l'ADN des excréments, des loups morts et des animaux vivants tués par des loups. En SH (où l'élevage de moutons est très répandu et jusqu'à récemment non adapté à la présence du loup), les abattages de bétail ont contribué à la plupart des identifications de génotypes. Au DK, les loups tuent moins fréquemment le bétail, de sorte que le suivi est principalement assuré par l'extraction d'ADN des excréments (obtenus par recherche active) (Annexe S1).

Nous avons également inclus les données GPS d'un loup mâle vagabond (GW1172m) qui a immigré en SH à partir de Sachsen-Anhalt en avril 2019, y restant pendant 2 semaines avant d'émigrer à travers Mecklenburg-Vorpommern vers la Pologne (Annexe S1).

2.3 Estimation des fréquences d'observation et de la probabilité de persistance locale

Nous avons créé deux ensembles de données d'observation géoréférencées d'individus identifiés à partir des bases de données d'enregistrement des loups au DK et SH, respectivement, à la date du 14 avril 2020. Le premier ensemble de données (A : rigoureux) était composé d'identifications complètes du profil génotype. Le second ensemble de données (B : pragmatique) comprenait également les observations vérifiées de loups qui pouvaient être attribuées avec un haut niveau de confiance à un individu de génotype connu (par exemple, documentation photographique ou profils ADN incomplets). Les profils ADN incomplets étaient acceptés lorsqu'ils étaient basés sur un minimum de neuf loci avec ≥ 2 amplifications d'un locus hétérozygote et ≥ 3 amplifications d'un locus homozygote ou lorsque l'assignation d'un individu pouvait être atteinte avec une grande probabilité en raison de l'échantillonnage multiple d'un individu dans un contexte temporel et géographique très restreint (Annexe S1).

Nous avons estimé la probabilité d'observation quotidienne d'un individu comme $r_{\text{day}} = (n - 1)/x$, où n est le nombre d'observations quotidiennes d'un individu sous la forme $r_{\text{day}} = (n - 1)/x$, où n est le nombre de jours d'observation et x est le nombre de jours entre les observations et x le nombre de jours entre la première et la dernière observation. Par conséquent, si un individu a été enregistré à 11 dates différentes sur une période de 100 jours, $r_{\text{day}} = (11-1)/100 = 0,1$ jour⁻¹.

A partir de r_{day} , nous avons déduit la probabilité qu'un loup ne soit pas détecté dans un délai de z jours depuis sa dernière observation $(1 - r_z)$ comme $(1 - r_{\text{day}})^z$. Les individus qui avaient un $(1 - r_z) < 0,01$ ont été notés comme disparus. Nous avons estimé la date probable de disparition comme étant la dernière date d'observation + le nombre moyen de jours entre les observations consécutives avant sa disparition. Au niveau de la population, nous avons modélisé r_{day} et le nombre moyen de jours entre des observations consécutives ($1/r_{\text{day}}$) comme une fonction interactive du pays (SH ou DK) et de l'année comme effets fixes avec l'identité du loup comme effet aléatoire (Annexe S1). Si un loup n'a été observé qu'une seule fois, sa date de disparition a été estimée en ajoutant l'intervalle moyen d'observation de la population dans le pays et l'année où il a été observé à la date de la dernière observation.

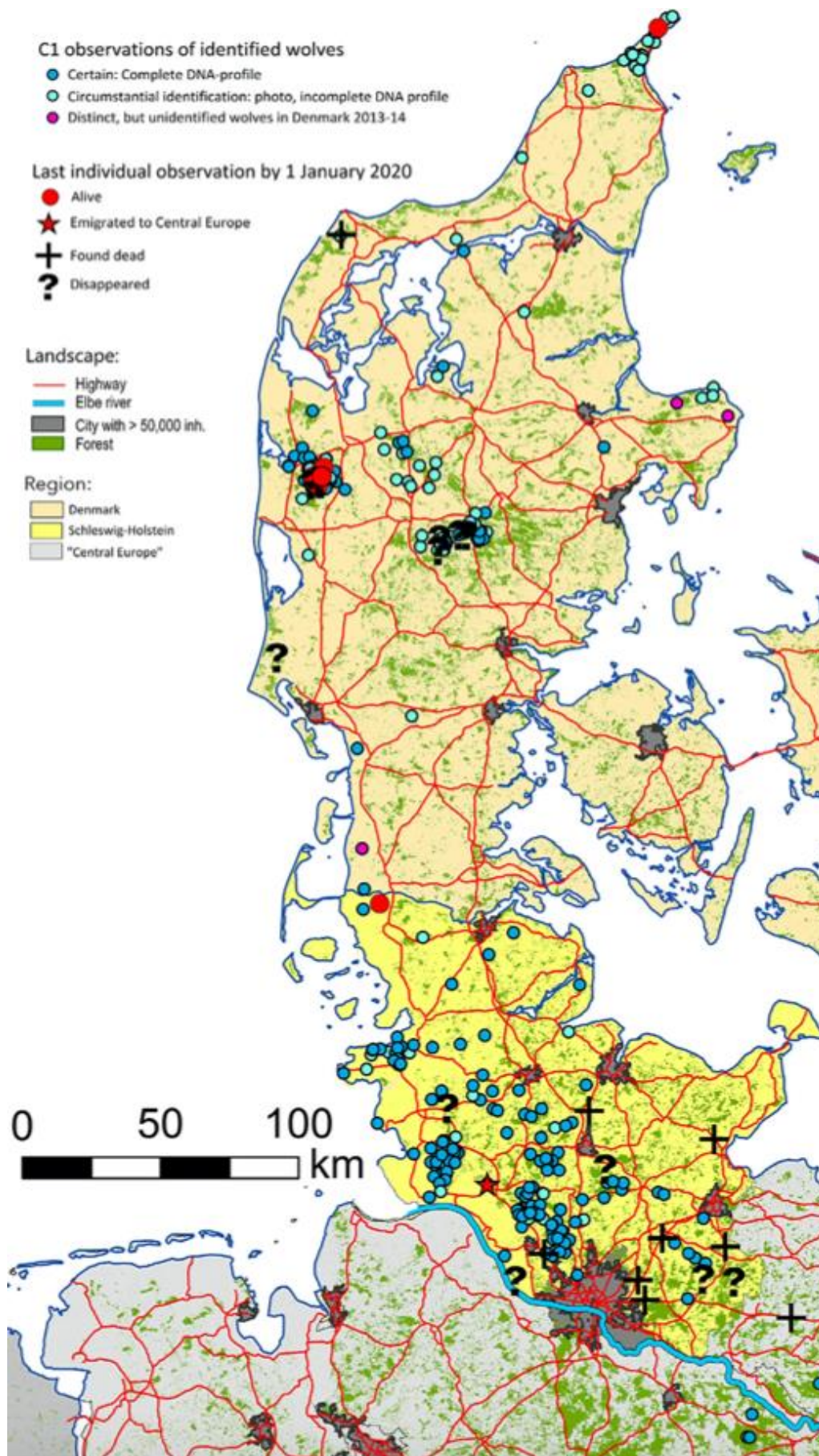


FIGURE 1 Carte de la péninsule du Jutland, avec les observations vérifiées (C1) de loups génotypés, de 2007 au 1^{er} janvier 2020. La dernière observation connue dans la région de chaque individu avant le 1^{er} janvier 2020 est indiquée par le destin (une croix à l'extérieur de la région indique le lieu de décès d'un loup qui a émigré hors de la région ; elle figure également sur la carte)

2.4 Analyse de la mortalité

Nous avons analysé les taux de mortalité et/ou de disparition spécifiques à une cause comme le nombre de décès et/ou de disparitions vérifiés par jour d'exposition. Nous avons estimé les taux de mortalité et de disparition spécifiques à une cause comme (i) le trafic, (ii) les disparitions + les meurtres illégaux vérifiés, et (iii) le total (tous les décès vérifiés + les disparitions).

La période d'exposition d'un individu a commencé lorsque son profil génétique a été initialement enregistré dans la région et a duré jusqu'à ce qu'il soit vérifié comme mort ou émigré, estimé comme ayant disparu, ou jusqu'au 1^{er} janvier 2020 s'il était vivant dans la région à cette date (Figure 2). En avril 2021, nous avons effectué une dernière vérification de nos bases de données pour confirmer qu'aucun loup classé comme disparu n'était réapparu (dernier profil ADN échantillonné le 5 février 2021). Les loups nés dans la région sont entrés dans l'analyse à la première date à laquelle leur profil génétique a été détecté après le 1^{er} novembre de l'année de leur naissance. Pour les loups se déplaçant entre le DK et le SH, nous avons divisé les jours d'exposition pour les intervalles d'observation impliquant un passage de frontière entre le DK et le SH par le rapport entre les fréquences moyennes d'observation dans les deux états, attribuant ainsi la majorité des jours d'exposition pour les intervalles transfrontaliers au DK (Tableau 1).

Pour l'ensemble de la région SH-DK ainsi que pour SH et DK individuellement, nous avons estimé les taux d'événements spécifiques aux causes après trois critères différents de sélection des données. En utilisant la première méthode, la plus rigoureuse (méthode 1), les intervalles d'exposition individuelle ont été calculés à partir de l'ensemble de données A (observations strictement vérifiées par l'ADN). Les événements de disparition ont été attribués à DK ou SH en fonction du lieu où le loup a été observé pour la dernière fois. Les individus enregistrés comme morts lors du premier enregistrement n'ont pas été pris en compte dans l'analyse. En utilisant la deuxième méthode, plus pragmatique (méthode 2), nous avons calculé les intervalles d'exposition individuels à partir de l'ensemble de données B (y compris les identifications probables). Étant donné que la plupart des immigrants de CE vers SH se sont dispersés au DK en quelques semaines (Figure 2) et que les intervalles d'observation moyens au DK avant 2016 étaient sensiblement plus longs qu'à SH (et plus tard au DK ; Tableau 1), trois individus disparus observés pour la dernière fois à SH, 2012-2015 (Figure 2) ont été traités comme ayant émigré au DK et y ayant disparu. Les autres critères étaient similaires à ceux de la méthode 1. La méthode 3 était similaire à la méthode 2, mais incluait cinq individus déclarés tués par des voitures comme leur seul enregistrement. Bien que nous acceptons que l'inclusion des individus tués lors de leur première immatriculation ne soit pas analytiquement rigoureuse (parce qu'ils sont tirés d'une population inconnue d'individus non détectés), nous considérons qu'elle est justifiée dans ce cas, car ils représentaient la majorité des décès dus à la circulation et probablement des individus tués peu de temps après être entrés en SH depuis CE. Pour compenser le temps d'exposition avant l'enregistrement, nous avons arbitrairement ajouté 30 jours d'exposition à chaque mort de la route non enregistré précédemment dans la région SH-DK, ce qui correspond à six fois l'intervalle d'observation moyen en SH en 2019 (Tableau 1).

3. RÉSULTATS

3.1. Modèles d'observation

Au 1^{er} janvier 2020, 35 loups différents avaient été identifiés par génotypage au SH et au DK, 22 immigrants de CE et 13 nés au DK (Figure 2). Neuf des immigrants ont été enregistrés d'abord au SH puis au DK, deux uniquement au DK, et 11 uniquement au SH (six tués, quatre disparus, un retourné en CE). Treize des 15 loups connus pour être entrés dans le SH à partir de données indépendantes (neuf des 11 immigrants enregistrés au DK, trois loups nés au Danemark et enregistrés en CE, et un individu marqué par GPS ; Figure 2) ont été enregistrés génétiquement dans le SH, ce qui équivaut à une probabilité de détection de 0,87 (IC 95% : 0,59-0,97).

En moyenne, les immigrants de CE ont séjourné 38 jours (SE = 4,8) dans le SH avant de le quitter à nouveau (analyse Kaplan-Meier avec 10 émigrations comme événements, un décès et quatre disparitions comme cas censurés, durées de séjour estimées selon la méthode 1). Les immigrants du Danemark ont séjourné en moyenne 217 jours (SE = 113) à SH avant de se disperser vers CE ou de retourner au Danemark. Aucun immigrant du DK n'a quitté le pays à son entrée (Figure 2).

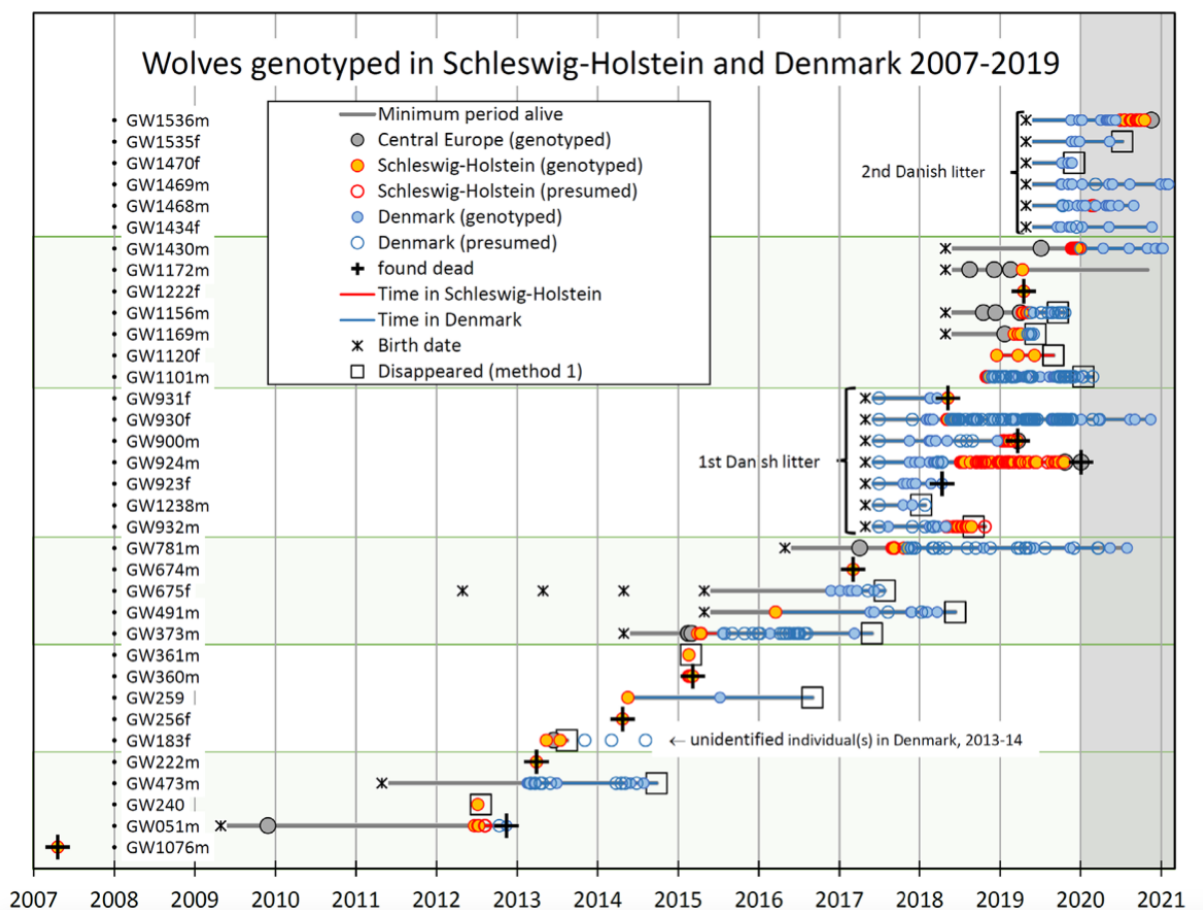


FIGURE 2 Les données obtenues après le 1^{er} janvier 2020 n'ont pas été incluses dans l'analyse de la mortalité et sont donc indiquées par un fond grisé. En conséquence, GW1101m et GW1535f (estimés disparus vers le 17 janvier 2020 et le 10 juillet 2020 par la méthode 1) ont été codés comme vivants dans l'analyse. Les multiples dates de naissance possibles de GW675m sont les saisons de reproduction au cours desquelles il aurait pu potentiellement naître sur la base de l'analyse du pedigree par rapport à ses parents (il est plus probable qu'il soit né au cours de la dernière de ces années)

De 2012 à 2019, l'intervalle moyen entre les identifications génétiques consécutives en SH et DK s'est réduit de 14 à 5 et de 299 à 18 jours, respectivement (Tableau 1).

TABLEAU 1 Intervalles d'observation moyens pour les loups au Danemark (DK) et au Schleswig-Holstein (SH), tels que prédits à partir de modèles mixtes linéaires généralisés (unité d'observation = intervalles d'observation, variable de réponse : 1/longueur [jours] de l'intervalle d'observation ; lien = logit ; erreurs distribuées de manière binomiale avec des facteurs d'inflation de la variance différenciés selon l'état et la période [2012-15 vs. 2016-19])

Year	DNA-verified observations				All observations			
	Mean observation intervals (days)			1 - r_{year} (%)	Mean observation intervals (days)			1 - r_{year} (%)
	DK (95%CL)	SH (95%CL)	DK:SH	DK (95%CL)	DK (95%CL)	SH (95%CL)	DK:SH	DK (95%CL)
2012	299 (21-4427)	14 (4-56)	21.4	43 (0-94)	98 (27-358)	18 (4-96)	5.4	8 (0-49)
2013	200 (21-1933)	12 (4-39)	16.7	28 (0-88)	72 (24-216)	15 (4-60)	4.8	3 (0-31)
2014	134 (21-847)	10 (4-27)	13.4	15 (0-74)	54 (22-131)	12 (4-38)	4.5	0.9 (0-14)
2015	90 (22-375)	9 (4-19)	10.0	6 (0-51)	40 (20-80)	10 (4-24)	4.0	0.2 (0-4.2)
2016	60 (22-169)	7 (4-13)	8.6	1.5 (0-22)	29 (17-50)	8 (4-16)	3.6	0 (0-0.6)
2017	40 (20-80)	6 (4-10)	6.7	0.2 (0-4)	22 (15-32)	7 (4-11)	3.1	0 (0-0)
2018	27 (17-44)	5 (4-8)	5.4	0.0 (0-0.3)	16 (11-23)	5 (4-8)	3.2	0 (0-0)
2019	18 (10-34)	5 (3-8)	3.6	0.0 (0-0.1)	12 (8-18)	4 (3-7)	3.0	0 (0-0)

DK : SH indique le rapport entre les durées moyennes d'observation dans DK et SH. $(1 - r_{\text{year}})$ est le pourcentage de probabilité estimé qu'un loup échappe à la détection pendant 365 jours (indiqué uniquement pour DK car toutes les estimations pour SH étaient $<0,1$ %)

3.2 Taux de mortalité et cause de disparition

Au 1^{er} janvier 2020, sur les 35 loups génotypés, représentant 22,1-23,9 années d'exposition (82% au DK, 18% au SH), neuf étaient vivants, neuf étaient enregistrés comme morts (sept morts dans la circulation, un malade, un abattu illégalement), trois avaient émigré et 14 avaient disparu (Tableau 2).

Tous les décès dus à la circulation ont été enregistrés dans SH (Tableau 2). Selon la méthode d'estimation, les taux annuels de mortalité routière variaient de 0,37 à 0,78 pour SH et de 0,08 à 0,25 pour l'ensemble de la région SH-DK (Tableau 2).

Dans le DK, le taux annuel de mortalité et de disparitions illégales variait de 0,42 à 0,50 et le taux total de décès + disparition de 0,46 à 0,52 (Tableau 2). Pour SH, le taux annuel total de décès + disparitions variait de 0,61 à 0,85, les décès dus à la circulation représentant le type d'événement le plus fréquent et le seul type de décès vérifié (Tableau 2).

TABLEAU 2 Nombre de loups génotypés enregistrés au Schleswig-Holstein (SH) et au Danemark (DK) au 1er janvier 2020, avec le nombre cumulé de jours d'exposition et les taux d'événements spécifiques à la cause

Region	Method	Number of wolves according to fate categories as of January 1, 2020								Cause specific event rate per year (95% CI)		
		A	E	N	I	T	D	Total	Days	Traffic deaths	Illegal + disappeared	Deaths + disappeared
SH	1	1	13	0	0	2	5	21	1432	0.40 (0.12-0.87)	0.72 (0.41-0.95)	0.83 (0.57-0.98)
	2	0	17 ^a	0	0	2	2	21	1564	0.37 (0.11-0.85)	0.37 (0.11-0.84)	0.61 (0.30-0.92)
	3	0	17 ^a	0	0	7	2	26	1714	0.78 (0.51-0.96)		0.85 (0.63-0.98)
DK	1	8	4	1	1	0	9	23	6596	0.00 (0.00-0.17 ^b)	0.42 (0.26-0.64)	0.46 (0.29-0.67)
	2	9	4	1	1	0	12 ^a	27	6931	0.00 (0.00-0.16 ^b)	0.50 (0.33-0.69)	0.52 (0.35-0.71)
DK + SH	1	9	3	1	1	2	14	30	8028	0.09 (0.02-0.30)	0.49 (0.34-0.68)	0.56 (0.40-0.73)
	2	9	3	1	1	2	14	30	8495	0.08 (0.02-0.29)	0.48 (0.32-0.66)	0.54 (0.39-0.71)
	3	9	3	1	1	7	14	35	8692	0.25 (0.13-0.46)		0.62 (0.47-0.77)

Destinations au 1^{er} janvier 2020 : A = vivant, E = émigré de la région, N = cause de la mort naturelle, I = abattage illégal, T = abattage par la circulation, D = disparu.

Méthodes : 1 : observations basées uniquement sur les profils ADN complets ; 2 : observations d'identifications probables incluses ; 3 : loups tués par des voitures en tant que premier enregistrement dans la région inclus, associés à 30 jours d'exposition chacun (voir texte pour une explication complète).

^aInclut trois individus observés pour la dernière fois à SH (2013-15), présumés émigrés au DK et un individu (GW1430m) codé comme émigré au DK le 30 décembre 2019 sur la base d'une identification probable (donc codé comme vivant à SH par la méthode 1, mais comme vivant au DK et émigré de SH par la méthode 2).

^bLimite de confiance supérieure calculée en remplaçant 0 événement/x jours par 1 événement/(2x) jours.

4. DISCUSSION

Avec une probabilité d'enregistrement de 87% de loups passant par SH et une fréquence d'observation moyenne de moins de 2 semaines, il est peu probable qu'un loup en SH échappe à la détection pendant plus de quelques mois. Il en va de même pour DK depuis 2016-17, date à laquelle l'enquête Danoise sur les loups a été mise en place. La plupart des immigrants en provenance de CE étaient de passage à SH et sont passés au DK d'où ils ne sont jamais revenus. On devrait donc pouvoir conclure sans risque que tous, ou du moins la grande majorité, des loups disparus au DK y sont également morts. Il n'est pas possible de tirer la même conclusion pour SH, car les loups observés en dernier lieu dans cette région ont pu se disperser vers DK ou CE. Au moins un loup non identifié génétiquement a vécu au Danemark en 2013-14 (Sunde & Olsen, 2018), de sorte qu'au moins un, voire les trois loups qui ont disparu de SH en 2012-15 se sont potentiellement dispersés au Danemark et sont éventuellement morts sans jamais avoir été génotypés là-bas. En ce qui concerne l'estimation des taux de disparition, la méthode 1 est donc **conservatrice** pour le DK et peut-être gonflée pour le SH, alors que la méthode 2 pourrait donner une estimation plus précise à la fois pour le DK et le SH. La méthode 3 (qui inclut également les loups enregistrés en premier lorsqu'ils sont tués par des voitures) est moins rigoureuse, car un nombre inconnu de loups pourrait avoir pénétré dans la partie sud urbanisée de SH et être retourné à CE sans entrer dans l'analyse. Elle peut néanmoins être réaliste, car un taux d'enregistrement total de 87% et une probabilité d'enregistrement >50% dans les 2 semaines indiquent que les loups non enregistrés avant d'être tués sont morts quelques jours après être entrés dans la partie sud urbanisée de SH depuis CE. Un autre argument en faveur de l'utilisation de cette méthode vient du fait que malgré notre fixation arbitraire du nombre de jours d'exposition des loups tués lors de l'enregistrement initial à 30 jours (six fois l'intervalle d'observation moyen en 2019, donc irréalismement élevé), les 150 jours d'exposition des cinq cas représentaient moins de 9% du nombre total de jours d'exposition dans l'analyse pour SH et moins de 2% pour SH + DK. Par conséquent, le nombre arbitrairement choisi de jours d'exposition par loup tué lors de la première rencontre a eu peu d'influence sur les estimations de mortalité générées par la méthode 3 par rapport à la contribution des événements de mort.

Les estimations les plus prudentes des taux de mortalité annuels à la fois dans le SH (trafic : 0,37) et le DK (décès et disparition : 0,46) dépassaient les taux de mortalité naturels et causés par le trafic en Suède (0-0,06 : Liberg et al., 2020) et en Finlande (naturel : 0,03, trafic : <0,07 : Suutarinen & Kojola, 2017). Ils ont également dépassé les taux de prélèvements maximums durable ($\leq 0,29$) et les taux de mortalité totale durable (0,34) estimés pour les populations de loups (Adams et al., 2008 ; Fuller et al., 2003), ce qui suggère que la péninsule du Jutland constitue un puits de population.

Même si les taux de mortalité dus au trafic dépassaient les taux de prélèvement durable en SH, la mortalité due au trafic n'était pas un facteur de régulation de la population pour l'ensemble de la région, car aucun décès dû au trafic n'a été enregistré au DK. La localisation des décès dus au trafic (Figure 1) révèle que la plupart des décès dus au trafic se sont produits dans une « zone de mort » délimitée autour de Hambourg, affectant les loups qui se sont dispersés dans la région. Cela souligne l'importance potentielle des zones locales à fort trafic en tant que **drains** de population régionaux.

Les raisons du taux de mortalité apparemment insoutenable au Danemark sont plus subtiles, puisque les disparitions et un abattage illégal représentent neuf des dix décès présumés (sur la base de l'estimation la plus prudente). Le taux annuel de disparitions et d'homicides illégaux au Danemark (estimation la plus prudente : 0,42) dépasse les taux les plus élevés mesurés en Suède (0,24) (Liberg et al., 2020) et égale les taux les plus élevés mesurés en Finlande (0,31-0,43) (Suutarinen & Kojola, 2017), des niveaux qui, dans les deux pays, ont entraîné un déclin de la population. Il est peu probable que les accidents de voiture non signalés contribuent de manière significative aux taux de disparition élevés, car la plupart des loups ont disparu dans des zones où l'intensité du trafic est relativement faible (Figure 1) et parce que la plupart des automobilistes sont conscients d'avoir heurté un loup et le signalent. **En éliminant toutes les autres explications, l'abattage illégal reste la seule raison plausible derrière la plupart des disparitions de loups.**

Le fait que l'abattage illégal soit la cause prédominante des taux élevés de disparition des loups n'est pas inattendue, étant donné que l'acceptation de l'abattage illégal pour résoudre les conflits avec les loups semble être répandue parmi les propriétaires ruraux du Jutland (Højberg et al., 2017).

Les résultats de la péninsule du Jutland contrastent avec l'Allemagne, où la population a augmenté de 34% par an au cours de la période 2000-2015 (Reinhardt et al., 2019). Des modèles différents de paysage et de propriété foncière, plutôt que des attitudes, expliquent potentiellement cette différence. Par rapport à la zone de **population source** du centre-est de l'Allemagne et de l'ouest de la Pologne, les zones forestières du SH et du DK sont petites, **fragmentées** et généralement gérées par plusieurs propriétaires fonciers. **Par conséquent, les loups de SH et DK peuvent se déplacer entre un plus grand nombre de propriétés, s'exposant ainsi à un plus grand nombre de persécuteurs potentiels que les loups de la population centrale.** Les loups établissant des territoires dans les zones d'entraînement militaires Allemandes ont mieux survécu que les loups dans des habitats similaires en dehors des zones d'entraînement (Reinhardt et al., 2019), ce qui implique que les abattages illégaux sont conditionnés par les propriétaires fonciers et que la pratique de la chasse est également un facteur de régulation de la population ailleurs. Si c'est le cas, la distribution et l'abondance futures des loups Européens pourraient plutôt être définies par la dynamique **source-puits** induite par la mortalité (illégale) que par la disponibilité de l'habitat en soi, comme décrit précédemment pour le lynx eurasien (*Lynx lynx*) en Allemagne et en République Tchèque (Heurich et al., 2018).

Nous suggérons donc que ces mortalités résultent de rencontres aléatoires entre des loups et des personnes désireuses et capables de tuer des loups lorsque l'occasion se présente. Ce type d'abattage illégal diffère fondamentalement de la pratique courante dans les paysages forestiers continus de la Fennoscandie où les loups sont activement chassés par des efforts organisés et communautaires dans des conditions de couverture neigeuse (Suutarinen & Kojola, 2017). Au Danemark, la chasse est pratiquée sur >80% de la surface des terres rurales (Primdahl et al., 2012). Par conséquent, l'abattage illégal sur les petits domaines « privé » est probablement plus réalisable, et moins soumis au contrôle social que celui de la Fennoscandie. Dans cette situation, un nombre proportionnellement faible d'individus actifs pourrait infliger des taux d'abattage insoutenables par rapport à la Fennoscandie, où le nombre de propriétés distinctes comprises dans le rayon d'action d'un loup est faible. **Si cette explication est vraie, les taux de braconnage locaux devraient être inversement corrélés à la taille moyenne des propriétés et être les plus élevés parmi les individus les plus mobiles, tels que les vagabonds qui se dispersent.** Dans ce cas, la disponibilité et la distribution spatiale d'habitats de loups à faible risque de braconnage de taille suffisante pour inclure les

domaines vitaux de reproduction peuvent être d'une importance cruciale pour la persistance régionale des loups (voir également Grilo et al., 2019). En fin de compte, une meilleure compréhension des taux de mortalité liés au paysage et des facteurs sociopolitiques à l'origine des violations de la législation de protection est une condition préalable pour prédire un meilleur succès de colonisation des loups dans les paysages densément peuplés d'Europe centrale et occidentale.

Dans les pays occidentaux, la persécution illégale des carnivores semble enracinée dans des conflits de ressources (gibier, bétail), commise par frustration ou comme acte de résistance politique contre les politiques gouvernementales (Liberg et al., 2020 ; Pohja-Mykra & Kurki, 2014 ; von Essen et al., 2015 ; von Essen et al., 2018). Par conséquent, les initiatives d'atténuation sont essentielles pour accroître l'acceptation de la législation de protection afin d'éviter les actions illégales déterminant où les populations de loups peuvent et ne peuvent pas s'établir à l'avenir (Pohja-Mykrä, 2017 ; Sonne et al., 2019 ; Treves & Bruskotter, 2014).