

La concurrence, les proies et les mortalités influencent la taille des meutes de loups gris

Received: 10 June 2021	Revised: 6 October 2021	Accepted: 19 November 2021
DOI: 10.1002/jwmg.22193		
RESEARCH ARTICLE		 
<i>J Wildl Manag.</i> 2022:e22193. https://doi.org/10.1002/jwmg.22193		
<h2>Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size</h2>		
Sarah N. Sells ¹  Michael S. Mitchell ² Kevin M. Podruzny ³ David E. Ausband ⁴  Douglas J. Emlen ⁵  Justin A. Gude ³ Ty D. Smucker ⁶ Diane K. Boyd ⁷ Kenneth E. Loonam ¹		
¹ Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, 205 Natural Sciences Building, University of Montana, Missoula, Montana 59812, USA		⁴ U.S. Geological Survey, Idaho Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, 875 Perimeter Drive MS 1141, University of Idaho, Moscow, Idaho 83844, USA
² U.S. Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, Wildlife Biology Program, 205 Natural Sciences Building, University of Montana, Missoula, Montana 59812, USA		⁵ Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula Montana, 59812
³ Montana Fish, Wildlife and Parks, 1420 E. 6 th St., Helena, MT 59620		⁶ Montana Fish, Wildlife and Parks, 4600 Giant Springs Road, Great Falls, MT 59405
		⁷ Montana Fish, Wildlife and Parks, 490 North Meridian Road, Kalispell, MT 59901

Résumé

La vie en groupe n'est présente que chez 10 à 15% des carnivores et peut influencer les processus démographiques. La socialité est associée à des avantages tels que l'augmentation de la capacité à acquérir des ressources, la réduction du risque de mortalité et l'augmentation du succès reproductif. Nous avons émis l'hypothèse que la taille des groupes de carnivores est influencée par des conditions liées à la compétition, aux proies et au risque de mortalité, ce qui devrait affecter les avantages et les coûts de la socialité et les processus démographiques qui en découlent. Nous avons évalué nos hypothèses avec des loups gris (*Canis lupus*) en utilisant un ensemble de données sur 14 ans provenant d'une grande population fortement gérée dans le nord des Montagnes Rocheuses, aux États-Unis. La taille moyenne annuelle des meutes variait de 4,86 à 7,03 et la moyenne générale était de 5,92. La plupart des meutes étaient relativement petites, avec 80% contenant ≤ 8 membres. Les meutes étaient plus grandes dans les zones où les densités de meutes étaient plus élevées, et plus petites là où la disponibilité des proies était faible. La taille des meutes est restée largement stable lorsque la population n'était pas exploitée ou était soumise à une exploitation de faible intensité, mais elle a diminué en cas d'exploitation de forte intensité. Les résultats soutiennent l'hypothèse qu'à mesure que l'habitat devient saturé, l'aptitude à l'inclusion peut devenir de plus en plus importante, de sorte que les subordonnés retardent la dispersion. En plus des implications directes sur les naissances et les décès, les conditions liées aux proies et au risque de mortalité peuvent également influencer les décisions de dispersion. Notre travail a également fourni un modèle permettant de prédire la taille des meutes de loups dans notre système, répondant ainsi directement à un besoin de gestion.

INTRODUCTION

La vie en groupe permanente n'est présente que chez 10 à 15% des carnivores (Gittleman 1989) mais constitue une caractéristique centrale des espèces chez lesquelles elle est présente. La vie en groupe fait passer l'unité de reproduction des individus aux groupes sociaux, ce qui complique les taux démographiques et les effets des facteurs environnementaux et des efforts de conservation.

Étant donné que de nombreux carnivores sont en danger ou fortement gérés par l'homme (Ripple et al. 2014), une meilleure compréhension de la socialité peut améliorer les efforts de conservation.

La vie **coopérative** entre carnivores confère des avantages et des coûts qui influencent le comportement, les taux démographiques et la taille des groupes qui en résulte. Aider les membres d'un groupe apparenté peut augmenter la capacité d'inclusion d'un individu (Hamilton 1964). La défense coopérative de l'espace peut améliorer le succès d'un groupe à défendre son territoire (Mosser et Packer 2009, Cassidy et al. 2015) et permettre à la progéniture d'hériter du territoire (Lindström 1986). La coopération peut augmenter la variété des espèces pouvant être chassées (Kruuk 1972, Courchamp et Macdonald 2001), le succès de la chasse (Creel et Creel 1995) et la capacité à acquérir de la nourriture par le biais du kleptoparasitisme (Courchamp et Macdonald 2001, Lehmann et al. 2016). La vie en groupe peut améliorer la survie lorsque les membres du groupe détectent et repoussent les prédateurs (Clutton-Brock et al. 1999, Courchamp et Macdonald 2001, Lehmann et al. 2016), sauvent les membres du groupe après leur capture (Rood 1983), ou gardent et fournissent les membres du groupe blessés ou malades (Rood 1986, Almberg et al. 2015). Un avantage clé peut également être l'amélioration du succès de la reproduction par la coopération dans l'élevage des jeunes (Clutton-Brock et al. 1999, Macdonald et Sillero-Zubiri 2004, Mosser et Packer 2009, Creel et Creel 2015, Ausband et al. 2017). À l'inverse, la socialité accentue souvent la **compétition** pour les ressources et la reproduction. La consommation de nourriture par individu peut diminuer lorsque la taille du groupe augmente ou après avoir dépassé une taille de groupe **optimale** (Peterson et Ciucci 2003, Vucetich et al. 2004). Les individus de rang inférieur peuvent recevoir moins de ressources alimentaires et subir une plus grande mortalité en conséquence (Mech 1999, Courchamp et Macdonald 2001, Holekamp et al. 2007, Creel et Creel 2015). Les individus subalternes peuvent être empêchés de se reproduire (Schneider et Kappeler 2014, Ausband 2018). De plus, les groupes plus importants peuvent diminuer la confiance en la paternité pour les mâles (Ausband 2018), et certains **auxiliaires** peuvent réduire la survie de la progéniture (Ausband et al. 2017).

La **compétition** est probablement un des principaux facteurs influençant la taille des groupes chez les carnivores sociaux. La compétition peut avoir un effet négatif sur les naissances et les décès en réduisant les ressources par habitant dans une zone et en augmentant l'agressivité entre congénères. Cependant, la compétition entre les groupes influe probablement aussi sur l'**immigration** et la **dispersion** (c'est-à-dire entre les groupes ou pour établir de nouveaux groupes ; Emlen 1982a, 1994, 1995). Une augmentation de la densité des groupes voisins peut indiquer qu'il y a moins d'espace pour les nouveaux domaines vitaux et un plus grand risque de mortalité des congénères pendant la dispersion, ce qui retarde la dispersion et a un effet positif sur la taille du groupe. Les individus qui retardent la dispersion et aident leurs proches à élever leur progéniture peuvent également bénéficier d'une aptitude **inclusive** (Hamilton 1964 ; Emlen 1982a, b, 1995). Les taux de natalité peuvent augmenter si la dispersion retardée amène plusieurs membres du groupe à produire des portées (Ausband 2018). De plus, les groupes peuvent accepter davantage les immigrants lorsque la densité du groupe est élevée, lorsque les conflits territoriaux peuvent augmenter et que les groupes plus grands ont plus de chances de gagner les confrontations (Mosser et Packer 2009, Cassidy et al. 2015). Par conséquent, la taille des groupes peut augmenter avec la compétition par le biais d'effets sur la dispersion, l'immigration ou les reproducteurs multiples, même si les taux de natalité diminuent ou les taux de mortalité augmentent (Tableau 1).

Les **proies** peuvent également influencer les taux démographiques et la taille des groupes qui en résulte chez les carnivores. Les taux de natalité peuvent chuter et les taux de mortalité augmenter si l'acquisition de proies est inférieure aux besoins par habitant (par exemple, en termes de kg de nourriture/individu, de biomasse de proies dans le paysage ou de nombre d'individus dans le paysage), comme cela a été observé, par exemple, chez les loups gris (*Canis lupus*) par rapport à la biomasse de proies (Fuller et al. 2003). Si les membres du groupe ne peuvent pas satisfaire leurs besoins alimentaires, la dispersion est probablement optimale (Gese et al. 1996, Peterson et Ciucci 2003). L'inverse est susceptible de se produire avec un meilleur accès aux ressources alimentaires en augmentant la taille des groupes qui peuvent être maintenus, ce qui entraîne une corrélation positive entre la taille du groupe et l'abondance et la disponibilité des proies (Tableau 1 ; Fuller et al. 2003, Mech et Boitani 2003).

Les mortalités diminuent directement la taille du groupe mais peuvent également avoir des effets plus larges. La mort des parents ou des **aides** peut entraîner la mort d'autres jeunes à charge (Creel et Creel 2015, Ausband et al. 2017). Les survivants peuvent également avoir plus de difficultés à chasser des proies (Creel et Creel 1995), à défendre des territoires (Cassidy et al. 2015) et à aider les membres du groupe blessés ou malades (Almberg et al. 2015). La dispersion pourrait augmenter pour éviter les risques de mort ou en réponse à la réduction des avantages de la **fitness inclusive** (Emlen 1995). Des groupes plus petits seraient le résultat de ces mortalités et de ces réponses comportementales (Tableau 1).

T A B L E A U 1. Relations hypothétiques entre la taille des groupes et les variables liées à la compétition, aux proies, à la mortalité et au risque de mortalité chez les loups du Montana, États-Unis, 2005-2018. Nous avons considéré que les hypothèses étaient soutenues lorsque les intervalles de confiance à 90% ne chevauchaient pas zéro, comme déterminé par les variables incluses dans le modèle supérieur ou par des analyses secondaires de modèles avec des effets fixes uniques (indiqués par *). Les hypothèses soutenues comprenaient H₁, H₃, H_{4b} et H_{4d}

Variables hypothesized to influence group size	Expected relationship	β	CI _{lower}	CI _{upper}
Competition				
Density of groups	H ₁ : +	0.080	0.038	0.122
Prey				
Prey abundance—summer ungulate density	H _{2a} : +	0.024*	-0.018	0.065
Prey abundance—winter ungulate density	H _{2b} : +	0.015*	-0.024	0.053
Prey availability (terrain ruggedness)	H ₃ : -	-0.045	-0.085	-0.005
Mortalities and mortality risk				
Harvest mortality density	H _{4a} : -	-0.015	-0.065	0.035
Control removals	H _{4b} : -	-0.061	-0.097	-0.027
Intensity of harvest management (restricted)	H _{4c} : -	-0.084	-0.177	0.008
Intensity of harvest management (liberal)	H _{4d} : -	-0.188	-0.291	-0.083
Human density	H _{4e} : -	0.032*	-0.002	0.066
Density of low-use roads	H _{4f} : -	0.000*	-0.040	0.040

Bien que les taux démographiques au sein des groupes de carnivores soient difficiles et coûteux à mesurer dans les populations sauvages, les changements dans la taille des groupes peuvent fournir des preuves de la façon dont la compétition, les proies et les mortalités affectent les groupes. La compréhension de ces effets est sans doute particulièrement importante dans les populations de carnivores fortement gérées. Par exemple, le Montana, aux États-Unis, illustre l'avenir de la gestion des grands carnivores, où les loups gris et d'autres grands carnivores doivent coexister dans des

paysages dominés par l'homme et sont fortement gérés par le biais de prélèvements et de contrôles (c'est-à-dire des prélèvements effectués en réponse à des déprédations du bétail). Les loups vivent généralement en meutes composées d'un couple reproducteur dominant et de sa progéniture subordonnée issue de plusieurs années, ainsi que d'immigrants **occasionnellement** adoptés par le groupe (Mech et Boitani 2003). **Les meutes défendent des territoires avec des degrés variables de chevauchement** (Uboni et al. 2015). Comme de nombreux grands carnivores, les loups ont disparu de la majeure partie des États-Unis contigus au cours du vingtième siècle. Suite aux protections de la loi sur les espèces en danger, à la recolonisation et aux réintroductions dans le nord des montagnes Rocheuses, aux États-Unis, le nombre de loups a augmenté et les loups ont été retirés de la liste du Montana en 2009 et 2011 (avec une brève réinscription en 2010 en raison de contestations judiciaires ; Fritts et al. 1997, Bradley et al. 2014). Le retrait de la liste a permis de restituer la gestion à l'État, et les saisons de chasse ont été menées à bien en 2009 et 2011.

Tout au long du rétablissement des loups, le Montana Fish, Wildlife and Parks (MFWP) a maintenu des efforts de surveillance intensifs pour estimer la taille des meutes, mais les coûts élevés de la surveillance ont entraîné la diminution de ces efforts après 2018. Depuis 2007, le MFWP a utilisé un **modèle d'occupation et de taille moyenne des territoires** observés pour estimer l'abondance des groupes (calculée comme la zone occupée divisée par la taille moyenne du territoire ; Miller et al. 2013, Rich et al. 2013). L'abondance totale des loups a ensuite été calculée comme le nombre de meutes estimées multiplié par la taille moyenne des meutes observées chaque année (Inman et al. 2019). **En l'absence de données de surveillance annuelles sur la taille des meutes, l'abondance totale des loups pourrait être estimée à l'aide d'un modèle qui prédit la taille des** meutes. Un modèle utile permettrait de prédire la taille des meutes avec un minimum de données, compte tenu des coûts et des difficultés liées au suivi d'un grand carnivore insaisissable sur de vastes zones.

Notre objectif était de comprendre les facteurs affectant la taille des meutes de loups gris, en utilisant la partie du Montana de la population de loups des Rocheuses du Nord comme système d'étude. De plus, nous avons cherché à développer un modèle permettant de prédire la taille des meutes de loups dans le Montana. Nous avons émis l'hypothèse que la taille des meutes de loups est influencée par des facteurs associés à la compétition, aux proies, à la mortalité et au risque de mortalité (Tableau 1), pour les raisons évoquées ci-dessus. **Nous nous attendions à ce que la compétition inter-meute soit représentée par la densité inter-meute, et l'abondance des proies par les données de surveillance des ongulés.** Nous nous attendions également à ce que le terrain accidenté réduise la disponibilité des ongulés car les loups sont des prédateurs de chasse à courre (Peterson et Ciucci 2003) qui peuvent faire plus de victimes à basse altitude (McPhee et al. 2012) **et ont un succès de chasse plus faible en terrain accidenté** (Rich et al. 2012). Nous nous attendions à ce que les mortalités et le risque de mortalité puissent être représentés à l'aide de données sur les densités de récolte, les prélèvements de contrôle et l'intensité de la gestion de la récolte. Nous avons également émis l'hypothèse qu'une plus grande densité d'humains et de routes peu fréquentées (souvent utilisées par les touristes) pourrait signifier un plus grand nombre de chasseurs et de décès, ainsi qu'un plus grand risque de mortalité perçu étant donné la méfiance naturelle des loups envers les humains (Whittington et al. 2004, Hebblewhite et Merrill 2008, Latham et al. 2011). Après avoir testé nos hypothèses sur les effets de la compétition, des proies et du risque de mortalité sur la population de loups du Montana, nous avons adapté notre modèle supérieur en un modèle prédictif pour aider le MFWP à estimer l'abondance des loups.

ZONE D'ÉTUDE

Notre zone d'étude comprenait le Montana (380 800 km²) où les altitudes variaient de 550 à 3 902 m (Foresman 2001). Au cours de notre étude, de 2005 à 2018, les meutes de loups ont principalement occupé l'ouest du Montana (Figure 1 ; Inman et al. 2019). Dans l'écorégion des Rocheuses du Nord (epa.gov/eco-research/ecoregions, consulté le 8 juillet 2019) du nord-ouest du Montana, des forêts denses couvraient des terrains accidentés et montagneux. On passe ensuite aux terrains glaciaires de plus haute altitude de l'écorégion des Rocheuses Canadiennes et, plus à l'Est, aux terrains plats et vallonnés ainsi qu'aux zones humides et aux étangs saisonniers des Plaines glaciaires du Nord-Ouest. Dans le sud-ouest du Montana, le batholite de l'Idaho, partiellement glaciaire et montagneux, a fait la transition vers l'Est vers les contreforts ondulés et les montagnes accidentées des Rocheuses moyennes. Vers l'Est, les plaines semi-arides des Northwestern Great Plains étaient entrecoupées de ruptures et de hautes terres boisées. À l'ouest de la ligne de partage des eaux, le climat était caractéristique des climats côtiers du Pacifique Nord, tandis qu'à l'Est de la ligne de partage des eaux, le climat était semi-aride et continental. Le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le cerf mulet (*O. hemionus*), le wapiti (*Cervus canadensis*) et l'orignal (*Alces alces*) constituaient les principales proies des loups. Les autres grands carnivores étaient les coyotes (*C. latrans*), les ours noirs (*Ursus americanus*), les grizzlis (*U. arctos*) et les pumas (*Puma concolor*). La population humaine du Montana était d'environ 934 500 personnes en 2005 et 1 062 000 en 2018 (census.gov, consulté le 18 janvier 2019), et l'utilisation des terres comprenait de vastes terres publiques, des parcours et des terres cultivées. En 2009 et 2011-2018, les prélèvements par la chasse et le piégeage ont causé 72 à 295 décès de loups ($\bar{x} = 211$) par saison de prélèvement, qui commençait en septembre et se terminait chaque novembre (2009), février (2011 et 2012) ou mars (à partir de 2013). Les prélèvements de contrôle de l'Agence pour les conflits avec le bétail ont permis de retirer 28 à 128 loups par an de 2005 à 2017.

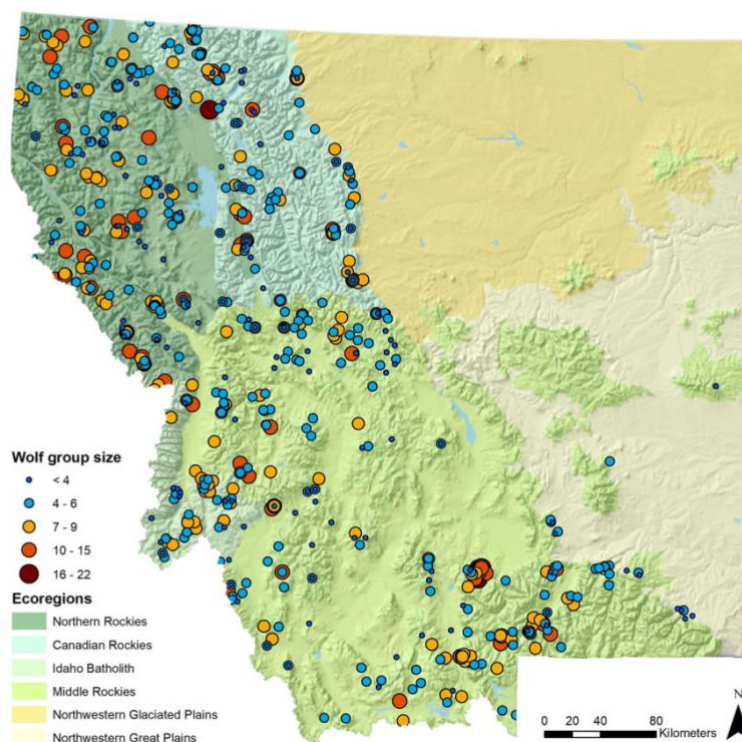


FIGURE 1. La zone d'étude englobait la distribution des loups dans le Montana, aux États-Unis. Les loups occupaient principalement les écorégions occidentales (les Rocheuses du Nord, le batholite de l'Idaho, les Rocheuses Canadiennes et les Rocheuses moyennes). Les tailles des groupes de loups pour la période 2005-2018 sont indiquées et délimitent les centroïdes du territoire du groupe

MÉTHODES

Données

Les spécialistes du loup du MFWP ont suivi les meutes par radiopistage, piégeage par caméra et relevés aériens chaque année de 2005 à 2018 pour vérifier la présence de la meute, compter les membres de la meute et estimer la taille des meutes en fin d'année (fwp.mt.gov, consulté le 18 janvier 2019). Nous n'avons retenu pour l'analyse que les comptages de bonne qualité, qui provenaient de meutes documentées plusieurs fois par an à l'aide de caméras de piste, d'observations visuelles ou de relevés de pistes. Les spécialistes du loup ont estimé un centroïde de territoire annuel pour chaque meute en utilisant des loups porteurs de colliers émetteurs, des enquêtes sur le terrain et des connaissances spécialisées. Nous avons testé l'autocorrélation spatiale des distances entre les centroïdes et la taille des meutes pour chaque année en utilisant le I de Moran avec le package spdep (Bivand et Wong 2018).

Nous avons estimé les conditions locales liées à la compétition, aux proies et au risque de mortalité en utilisant les données spatiales pertinentes et le programme R (R Core Team 2020) avec les packages R raster (Hijmans 2020) et tidyverse (Wickham et al. 2019), comme suit. Dans chaque cas, nous avons mesuré la valeur moyenne de la covariable dans le voisinage local du centroïde du territoire annuel de chaque meute (défini à 12,41 km autour du centroïde, sur la base de la taille moyenne géométrique du territoire de 484 km² pour les loups du Montana, 2014-2019 ; Sells et al. 2021).

Nous avons représenté la compétition en tant que densité de meutes. Nous avons d'abord créé des rasters annuels de densités inter-meute en utilisant les emplacements des centroïdes de territoires annuels et la fonction d'intensité lissée par noyau dans spatstat (Baddeley et al. 2015) avec un sigma fixé à 25 km pour tenir compte des tailles de territoires variables autour des centroïdes connus. Dans le voisinage local de chaque meute, pour chaque année, nous avons ensuite mesuré les densités de meutes par 1 000 km².

Pour représenter l'abondance des proies, nous avons utilisé des indices de densité saisonniers pour les ongulés (cerfs, wapitis, orignaux) à travers l'ouest du Montana (Sells et al. 2021). Nous avons calculé les indices saisonniers préliminaires pour le cerf et le wapiti en tant qu'indices de densité à long terme, spécifiques à l'espèce, par km², en utilisant un habitat d'été ou d'hiver délimité (fieldguide.mt.gov, consulté le 18 novembre 2018) et les abondances moyennes décennales les plus récentes par région administrative du MFWP (fwp.mt.gov, consulté le 18 novembre 2018 ; ces estimations ont été considérées comme les plus fiables sur nos grandes échelles spatio-temporelles). Pour faire des estimations plus spécifiques localement des densités d'ongulés, nous avons incorporé les prises relatives locales par unité d'effort (CPUE, qui sont souvent corrélées à l'abondance des proies ; Dusek et al. 2006, Rich et al. 2012) en créant un facteur d'ajustement local (L) en tant que CPUE moyenne sur 10 ans (nombre de mâles récoltés/jours de chasse de 2008-2017 ; fwp.mt.gov, consulté le 18 nov 2018) au sein de chaque district de chasse divisé par la CPUE moyenne régionale sur 10 ans. Nous avons multiplié L par l'indice de densité préliminaire pour calculer un indice de densité final pour chaque espèce et habitat saisonnier ; L a ajusté l'indice de densité à la hausse lorsque les PUE étaient relativement élevées et l'a diminué lorsqu'elles étaient faibles. On s'attend à ce que les conditions environnementales qui influencent le succès de la chasse soient plus similaires dans les régions du MFWP qu'au niveau de l'État. Par conséquent, une CPUE relativement élevée devrait indiquer une plus grande abondance d'ongulés par rapport aux districts

voisins ayant une CPUE plus faible. Nous avons estimé les indices saisonniers d'orignaux en divisant l'abondance estimée des orignaux par district de chasse (N. J. DeCesare, MFWP, données non publiées) par la superficie des habitats d'été et d'hiver. Dans le voisinage local de chaque meute, nous avons mesuré les densités estivales et hivernales moyennes estimées d'ongulés (cerfs + wapitis + orignaux).

Nous avons calculé notre **indice de disponibilité** des proies (rugosité du terrain) en utilisant la mesure de rugosité vectorielle (Sappington et al. 2007) avec spatialEco (Evans 2018) et les données d'altitude du package elevatr (Hollister et Shah 2017). Dans le voisinage local de chaque meute, nous avons ensuite estimé la rugosité moyenne du terrain.

Pour les mortalités et le risque de mortalité, nous avons d'abord estimé les densités annuelles de mortalités liées à l'exploitation/1 000 km² en utilisant les emplacements signalés des loups exploités et la fonction d'intensité lissée par le noyau dans spatstat (Baddeley et al. 2015) avec un sigma fixé à 25 km. Les prélèvements de contrôle spécifiques à une meute ont été enregistrés par le MFWP. Nous avons classé l'intensité de la gestion de la récolte en saisons de chasse sans récolte (≤ 2008 et 2010), récolte restreinte (2009 et 2011 ; lorsque la récolte à l'échelle de l'État était limitée par un quota, les saisons étaient plus courtes, les limites de prises étaient faibles et le piégeage était interdit) et récolte libérale (à partir de 2012, lorsque les quotas de récolte à l'échelle de l'État étaient supprimés, les saisons étaient plus longues, les limites de prises étaient plus élevées et le piégeage était autorisé). Dans le voisinage local de chaque meute, nous avons mesuré la densité moyenne d'humains (humains/mile²) à l'aide des données du recensement de 2010 et la densité moyenne de routes peu fréquentées (km/km²) à l'aide de l'ensemble de données routières le plus récent (geoinfo.msl.mt.gov, consulté le 18 mars 2019).

Tests d'hypothèses

Nous avons testé nos hypothèses en utilisant des **modèles linéaires généralisés** à effets mixtes (famille = Poisson) avec le package R lme4 (Bates et al. 2015) et AICmodavg (Mazerolle 2020). Nous avons conçu 10 modèles concurrents (Tableau 2 ; Annexe A) pour nous concentrer sur la compétition, les proies ou le risque de mortalité, et leurs effets combinés. Nous avons inclus des variables pour les mortalités (c'est-à-dire la densité des mortalités liées à la récolte, le nombre de prélèvements de contrôle et l'intensité de la gestion de la récolte) dans chaque modèle car elles devraient influencer directement la taille de la meute. Nous avons également ajouté un effet aléatoire pour l'identité de la meute à chaque modèle. Nous avons identifié les modèles les plus soutenus en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC ; Burnham et Anderson 2002) avec un seuil de $2 \Delta AIC$ (Anderson et al. 2001) pour les modèles soutenus. Les variables du modèle ont été centrées et mises à l'échelle, les unités résultantes représentant les écarts types par rapport à la moyenne. Nous avons considéré qu'une hypothèse était soutenue si les intervalles de confiance à 90% de l'estimation du coefficient (β) excluaient zéro. Nous avons transformé les variables en unités originales afin d'afficher les graphiques d'effet pour chaque variable du modèle supérieur. Pour les covariables ne figurant pas dans le modèle supérieur, nous avons testé nos hypothèses en utilisant des modèles avec un seul effet fixe pour la covariable d'intérêt. Nous avons affiché les résultats en utilisant tidyverse (Wickham et al. 2019), jtools (Long 2020), effects (Fox et Hong 2009) et cowplot (Wilke 2020).

TABLEAU 2. Soutien aux modèles de la taille des meutes de loups dans le Montana, États-Unis, 2005-2018. Les modèles se sont concentrés sur différentes combinaisons de facteurs supposés influencer la taille des meutes. Tous les modèles comprenaient les variables de mortalité de la densité de la mortalité par prélèvement, de l'intensité du prélèvement et des prélèvements de contrôle

Model	Model focus	K ^a	AIC ^b	ΔAIC	AIC weight	Log likelihood
7	Competition + prey availability	8	3,076.03	0.00	0.54	-1,530.01
1	Competition	7	3,077.49	1.46	0.26	-1,531.74
9	Competition + mortality risk	9	3,079.83	3.80	0.08	-1,530.91
6	Competition + prey abundance	9	3,081.01	4.98	0.05	-1,531.50
10	Competition + prey ^c + mortality risk	11	3,081.02	4.99	0.04	-1,529.51
2	Winter prey abundance	7	3,084.59	8.56	0.01	-1,535.29
5	Mortality risk	8	3,084.59	8.56	0.01	-1,534.29
3	Summer prey abundance	7	3,084.60	8.57	0.01	-1,535.30
4	Prey	9	3,087.49	11.47	0.00	-1,534.75
8	Prey + mortality risk	11	3,088.71	12.68	0.00	-1,533.36

^aNumber of estimated parameters for the model.

^bAkaike's Information Criterion.

^cIncludes prey abundance and availability unless otherwise specified.

Modèle prédictif

Nous avons adapté notre modèle le mieux identifié en un modèle prédictif. Pour maximiser la parcimonie et minimiser l'effort de suivi requis, nous avons d'abord éliminé toutes les variables dont les intervalles de confiance se chevauchaient avec zéro. L'obtention de centroïdes de groupes par le biais du suivi étant coûteuse, nous avons utilisé la densité moyenne de groupes spatialement explicite observée de 2005 à 2018 comme indice des tendances de densité à long terme. Les prélèvements de contrôle étant spécifiques à chaque meute et ce niveau de détail n'étant pas toujours disponible, nous avons divisé le Montana en une grille de cellules de 600 km² et résumé les prélèvements de contrôle annuels signalés dans chaque cellule. Pour saisir des effets environnementaux supplémentaires, nous avons ajouté une covariable représentant l'écorégion dans laquelle se trouve le centroïde d'un territoire (Figure 1). Nous avons inclus un effet aléatoire pour la cellule de grille de 600 km² dans laquelle se trouvait le centroïde du territoire à la place d'un effet aléatoire spécifique à la meute pour tenir compte des observations répétées entre les années. Nous avons ensuite réajusté le modèle avec ses paramètres actualisés.

Pour tester la capacité de prédiction de notre modèle, nous avons comparé la taille moyenne annuelle des meutes prédite et observée. Pour générer les tailles de meute prédites, nous avons mesuré les valeurs moyennes des covariables du modèle dans chaque cellule de grille de 600 km². Nous avons ensuite obtenu du modèle d'occupation des loups du MFWP (Inman et al. 2019) la probabilité d'occupation annuelle et spécifique à la cellule, $pr(\text{occupation})$, pour 2007-2018. Pour chaque année, nous avons appliqué les covariables du modèle aux cellules avec $\geq 0,5 pr(\text{occupation})$, puis nous avons calculé la taille moyenne des meutes prédite dans ces cellules (qui étaient plus susceptibles de contenir réellement des meutes de loups). Pour 2005 et 2006 (lorsque les données d'occupation n'étaient pas disponibles), nous avons prédit la taille de meute par cellule connue pour avoir un groupe. Enfin, nous avons estimé une régression linéaire des tailles de meute moyennes annuelles prédites par rapport à celles observées lors du suivi. Si l'intervalle de confiance à 95% de l'estimation de la pente de la régression chevauche 1,0 (Rich et al. 2012), nous avons considéré que le modèle permettait d'estimer de manière fiable la taille moyenne annuelle des meutes.

RÉSULTATS

De 2005 à 2018, le MFWP a suivi 46 à 152 meutes par an, pour un total de 1 531 meutes-années. Parmi ceux-ci, 26-68 meutes/année ont eu des comptages de bonne qualité, ce qui a donné 660 groupes-années de 220 meutes pour l'analyse. La taille moyenne annuelle des meutes variait de 4,86 à 7,03 et la moyenne générale était de 5,92 (Figure 2). La plupart des meutes étaient relativement petits, avec 80% contenant ≤ 8 membres. La taille des meutes n'était pas spatialement corrélée (moyenne annuelle du I de Moran = 0,017, intervalle = -0,108-0,036).

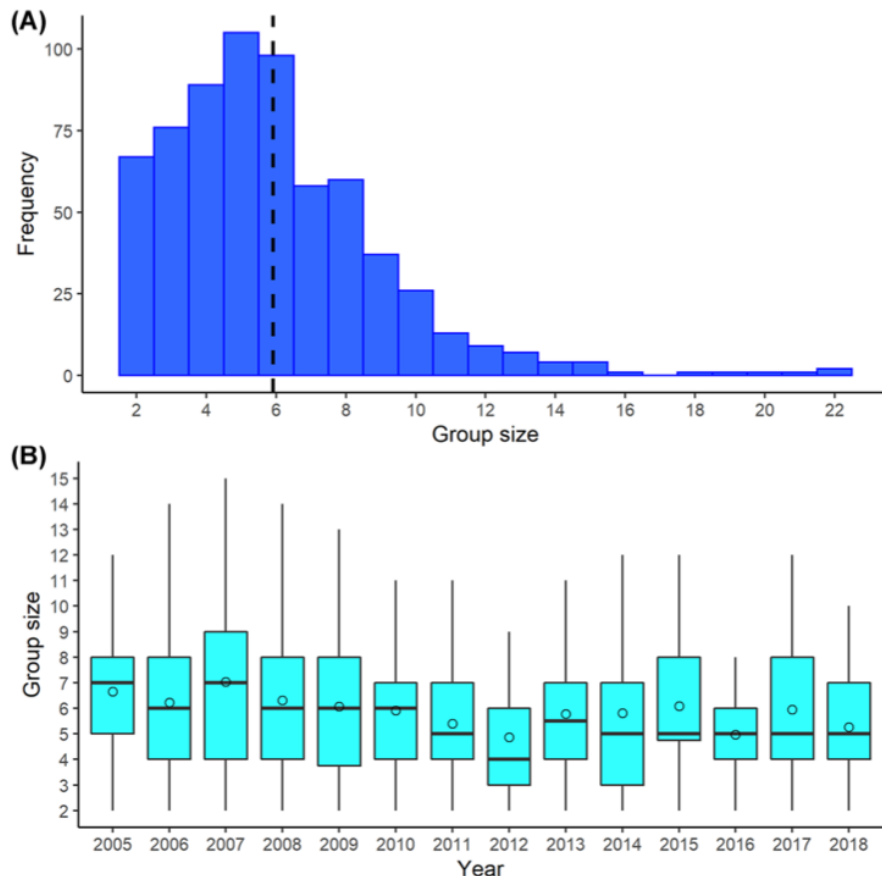


FIGURE 2. Taille des meutes observées dans le Montana, États-Unis, 2005-2018. Panneau **A** : la taille des meutes varie de 2 à 22, avec une moyenne de 5,92 (ligne pointillée). L'intervalle interquartile de 50% était de 4 à 8 membres par meute. Panneau **B** : la taille des meutes varie légèrement selon les années. Les moustaches des boxplots représentent 1,5 fois l'écart interquartile, les lignes centrales sont les valeurs médianes et les points sont les valeurs moyennes

Deux modèles ont été soutenus (Tableau 2 ; Annexe A). Le modèle supérieur était axé sur la concurrence et la disponibilité des proies (Figure 3 ; Tableau 1) et a révélé que la taille des meutes augmentait avec la densité des meutes et diminuait avec la rugosité du terrain (Figure 4). Les prélèvements de contrôle et la récolte libérale ont eu des effets négatifs, tandis que la récolte restreinte a eu un effet incertain. La taille des meutes n'avait pas de relation claire avec la densité de la mortalité due aux prélèvements. Le modèle de deuxième rang ne tenait pas compte de la rugosité du terrain, mais avait des effets similaires. Les covariables exclues des modèles supérieurs (densités de proies, d'humains et de routes) n'avaient pas d'effets mesurables sur la taille des meutes (Tableau 1).

Le modèle prédictif adapté à partir de notre modèle supérieur a également révélé une relation positive entre la taille des groupes et la densité des groupes, et des relations négatives avec la rugosité, l'intensité de la récolte et les prélèvements de contrôle (Tableau 3). La taille des meutes

variait légèrement selon l'écorégion ; par rapport aux Rocheuses du Nord, les meutes étaient plus petites dans le batholite de l'Idaho et plus grandes ailleurs dans l'ouest du Montana. **Le modèle a permis d'estimer de façon fiable la taille moyenne annuelle des meutes** (Figure 5) ; une régression linéaire de la moyenne annuelle observée par rapport à la taille prédite des meutes comprenait 1,0 ($\beta = 0,81$, IC à 95% = 0,319, 1,307, $R^2 = 0,52$, $F_{1,12} = 12,84$, $P = 0,004$).

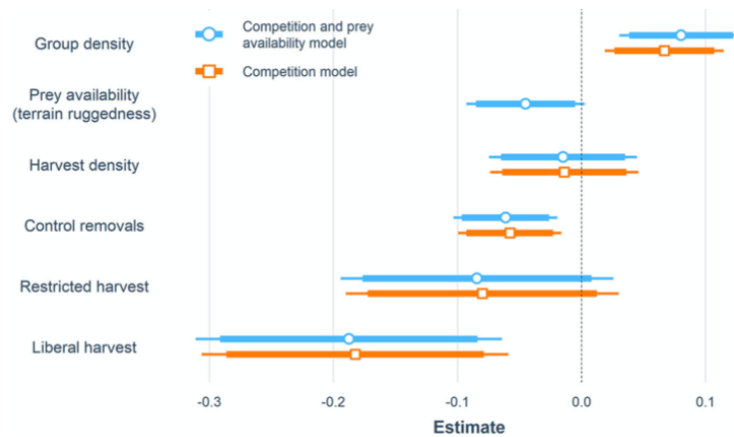


FIGURE 3. Les meilleurs modèles pour la taille des meutes comprenaient des variables liées à la compétition, aux proies et au risque de mortalité pour les loups du Montana, aux États-Unis, 2005-2018. Les segments de lignes plus épais représentaient les intervalles de confiance à 90%, les lignes pleines les intervalles de confiance à 95% et les points les estimations moyennes

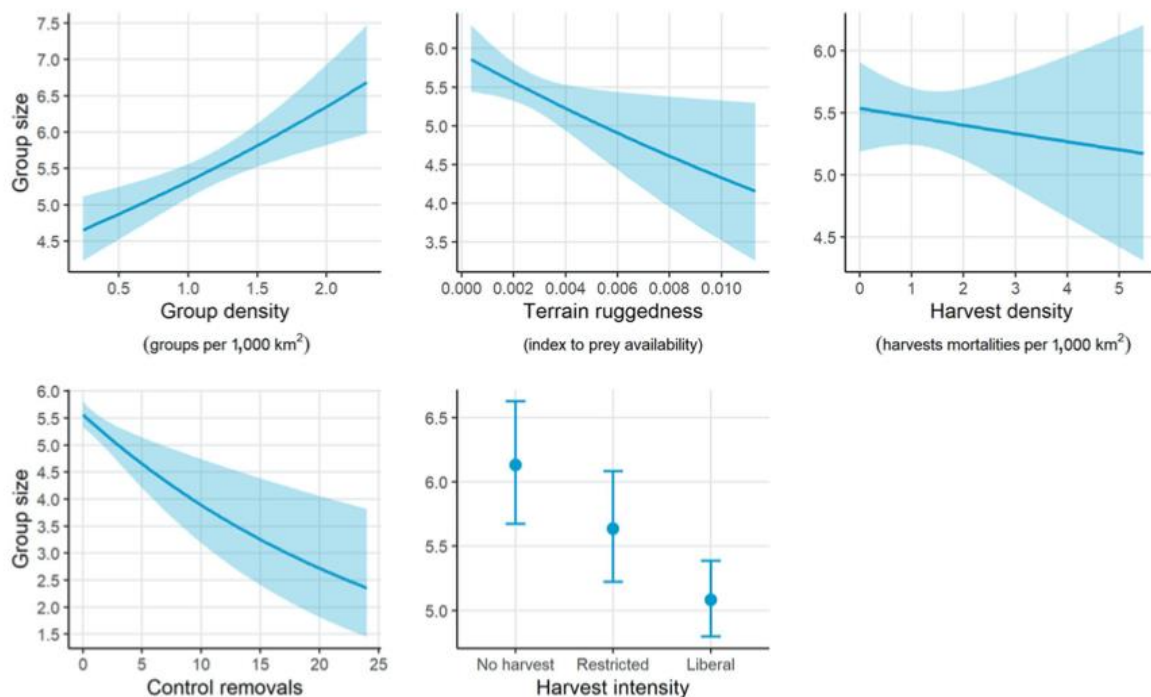


FIGURE 4. Diagrammes d'effets pour les variables du modèle supérieur pour la taille des meutes, telle que mesurée pour les loups du Montana, États-Unis, 2005-2018. Les variables sont à leur échelle d'origine et, dans chaque panneau, les autres variables sont maintenues à leur valeur moyenne. Les intervalles de confiance sont indiqués à leur niveau de 90%

DISCUSSION

Nous avons étudié les facteurs influençant la taille des meutes de loups gris vivant dans une grande population fortement gérée. L'analyse d'un ensemble de données de suivi à long terme a révélé que les meutes étaient plus grandes dans les zones où la densité des meutes de congénères était plus élevée, et plus petits dans les zones où la disponibilité des proies était faible et où la mortalité due

à l'homme était plus élevée. Les résultats apportent la preuve que les carnivores sociaux peuvent utiliser les densités de meutes proches comme des indices sur les avantages et les coûts de retarder la dispersion en réponse à une compétition accrue pour l'espace. Les résultats apportent également la preuve que ces carnivores sociaux subissent une diminution de la taille des meutes lorsque les taux de mortalité sont élevés, mais qu'il n'y a pas de changement notable dans la taille des meutes lorsque l'intensité de l'exploitation est relativement faible. En outre, un modèle prédictif de la taille des meutes développé à partir de ce travail répond directement à un besoin de gestion.

TABLEAU 3. Modèle prédictif de la taille des meutes dans le Montana, États-Unis, 2005-2018. Les variables et leurs intervalles de confiance à 95% sont rapportés sur l'échelle logarithmique. Les données d'entrée n'ont pas été transformées pour ce modèle

Coefficients	Estimate	Lower CI	Upper CI
Intercept	1.56	1.324	1.803
Mean group _{density}	0.44	0.259	0.624
Ruggedness	-67.28	-99.661	-34.892
Harvest intensity _{restricted}	-0.06	-0.158	0.043
Harvest intensity _{liberal}	-0.18	-0.257	-0.100
Grid-level control _{removals}	-0.03	-0.049	-0.005
Ecoregion: Idaho Batholith	-0.06	-0.245	0.120
Ecoregion: Middle Rockies	0.04	-0.095	0.166
Ecoregion: Canadian Rockies	0.13	-0.019	0.286
Ecoregion: Northwestern Glaciated Plains	0.03	-0.327	0.390
Ecoregion: Northwestern Great Plains	0.00	-0.320	0.317

Une relation positive entre la densité des meutes et la taille des meutes a appuyé l'hypothèse selon laquelle les densités de meutes proches influencent la taille des meutes (Figure 4 ; Tableau 1). Selon cette hypothèse, nous nous attendions à ce que, même si une concurrence accrue avait des effets néfastes sur les naissances ou les décès, la taille de la meute augmente en raison d'une dispersion retardée. Bien que les schémas que nous avons observés puissent également avoir été motivés par la présence de plusieurs reproducteurs par meute, la taille relativement faible des meutes rend cette hypothèse peu probable (Ausband 2018). Nos résultats soutiennent l'hypothèse d'Emlen (1982a) selon laquelle la vie en meute a évolué en raison d'une dispersion retardée en réponse à la saturation de l'habitat. De même, le déclin des taux de dispersion des carnivores a été associé à l'augmentation des populations de loups (Jimenez et al. 2017), à l'augmentation du nombre de groupes voisins de lions (*Panthera leo* ; VanderWaal et al. 2009) et à la saturation des habitats des loups d'Éthiopie (*C. simensis* ; Sillero-Zubiri et al. 1996). Lorsque l'habitat devient saturé, la capacité **d'inclusion** peut devenir de plus en plus importante, de sorte que les individus de rang inférieur décident de rester et d'aider plutôt que de risquer de se blesser ou de mourir en rencontrant des congénères pendant la dispersion (Emlen 1982a, b, 1995). Nous nous attendons à ce que les densités de groupes locaux soient des indices des coûts et des avantages de rester ou de partir, et que ces densités puissent être détectées par des interactions directes, des signaux tels que des marques olfactives ou des hurlements, et **des déplacements avant la dispersion** (Messier 1985, Mech et Boitani 2003). De telles **incursions** étaient évidentes chez les individus munis de colliers émetteurs dans notre zone d'étude (S. N. Sells, Université du Montana, données non publiées). Étant donné que la capacité concurrentielle d'un groupe et le succès de la défense territoriale augmentent avec la taille du groupe (Cassidy et al. 2015, Sells et Mitchell 2020), à des densités de groupe élevées, les groupes peuvent

accepter plus facilement la dispersion retardée des subordonnés et des immigrants cherchant à rejoindre le groupe.

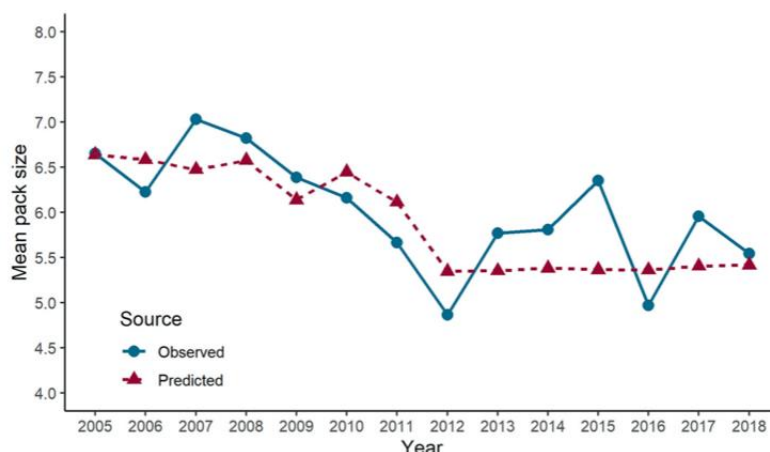


FIGURE 5. Les tailles de meute moyennes annuelles prédites correspondent aux tailles de meutes moyennes observées pour les loups du Montana, États-Unis, 2005-2018. Les prédictions sont issues du modèle prédictif développé dans cette étude

Les meutes de loups étaient plus petites lorsque la disponibilité de la nourriture était faible (Figure 4 ; Tableau 1), ce qui indique que les avantages de la socialité diminuent probablement lorsque la disponibilité de la nourriture diminue. Nous avons supposé que la rugosité du terrain était un indice crédible de la disponibilité des proies (Peterson et Ciucci 2003, McPhee et al. 2012, Rich et al. 2012), et bien que sa relation avec la taille des meutes ait pu être liée à d'autres facteurs, la rugosité avait une corrélation minimale avec les autres variables. Contrairement à notre indice de disponibilité des proies, l'abondance des proies n'était pas associée à la taille des meutes. Des données à plus haute résolution pourraient montrer que l'abondance des proies est positivement corrélée à la taille des meutes dans le Montana, étant donné que dans des systèmes similaires, les densités de loups, la taille des portées et la survie des petits sont corrélées à la biomasse des proies (Fuller et al. 2003) et à leur disponibilité (Mech et al. 1998). La taille des meutes n'est cependant pas corrélée à la biomasse des proies à l'échelle continentale (Fuller et al. 2003) ou à des mesures telles que l'occupation des ongulés à des échelles plus petites (Kittle et al. 2015). Au lieu de cela, la taille corporelle des proies primaires peut être corrélée à la taille de la meute, peut-être parce que les meutes plus grandes réussissent mieux à capturer des proies plus grandes (Fuller et al. 2003, MacNulty et al. 2014). En revanche, l'abondance des proies semble avoir des effets plus importants sur la taille du territoire (Kittle et al. 2015 ; Sells et Mitchell 2020 ; Sells et al. 2021, 2022). Pour ajouter à la complexité, les canidés sociaux peuvent se disperser à des taux plus élevés lorsque l'abondance des proies est faible (Messier 1985, Peterson et Page 1988, Gese et al. 1996, Fuller et al. 2003). Les relations observées entre les proies et la taille des meutes de carnivores peuvent donc être le résultat non seulement des naissances et des décès, mais aussi de la dispersion lorsque les coûts de la vie en groupe (c'est-à-dire des ressources alimentaires insuffisantes) dépassent les avantages de rester (Ekman et al. 2004).

La mortalité et le risque de mortalité ont eu des effets variables sur la taille des meutes (Figure 4 ; Tableau 1). La taille des meutes diminuait avec l'augmentation des prélèvements de contrôle. En revanche, les densités locales d'exploitation, les humains et les routes peu fréquentées n'ont eu aucun effet mesurable. Une gestion moins intensive de la récolte en 2009 et 2011 a également eu un effet limité et incertain sur la taille des meutes, ce qui pourrait être le résultat de réglementations

restrictives (qui impliquaient des quotas à l'échelle de l'État, des limites de prises plus basses et aucun piégeage) ou d'une année de récupération sans récolte. Des réglementations plus libérales (absence de quotas, limites de prises plus élevées, chasse et piégeage) ont toutefois eu des effets mesurables à partir de 2012. Dans le nord de l'Alaska, aux États-Unis, les loups de passage semblaient constituer une part relativement importante des prélèvements effectués par les humains, laissant la taille des meutes relativement intacte à de faibles niveaux de prélèvement par le biais d'effets potentiels sur les décisions de dispersion ; cependant, les populations déclinaient à des taux de prélèvement plus élevés (Adams et al. 2008). De même, la taille des meutes dans le sud de l'Alaska a diminué lorsque les taux de prélèvement étaient plus élevés (Peterson et al. 1984). Les mortalités peuvent non seulement diminuer directement la taille du groupe mais aussi réduire la survie des membres restants du groupe (par exemple, via une mortalité plus élevée des jeunes après la mort d'un parent ou d'un assistant), comme cela a été mis en évidence dans l'Idaho, aux États-Unis (Ausband et al. 2017). Les meutes sont également plus susceptibles de se dissoudre après la perte d'individus dominants (Brainerd et al. 2008). La dispersion en réponse à une plus grande intensité de récolte servirait à reconstituer rapidement les reproducteurs ou les territoires vacants, ce qui à son tour pourrait conduire à une plus grande compensation en cas de récolte intensive que ce à quoi on pourrait s'attendre. Nous soupçonnons que les effets sur la dispersion et les prélèvements de loups transitoires contribuent à expliquer l'apparente stabilité globale de certaines populations de loups exploitées comme la nôtre, malgré des années d'exploitation intensive (Fuller et al. 2003, Adams et al. 2008, Inman et al. 2019).

Les données relatives aux taux démographiques spécifiques aux meutes sont rarement disponibles, en particulier lorsque les grands carnivores coexistent avec les humains en dehors des réserves protégées. Le Montana a fourni un grand ensemble de données de suivi à long terme de la taille des meutes pour tester nos hypothèses. Bien que l'on puisse concevoir que les meutes plus petites soient plus difficiles à trouver et à compter, 80% des meutes suivies contenaient ≤ 8 membres et 51% avaient ≤ 5 membres (Figure 2). Les meutes non détectées conduiraient à des densités localement sous-estimées et affaibliraient probablement les relations mesurables avec la taille de la meute. Nous nous attendons à ce que des données supplémentaires révèlent également les coûts et les avantages de la socialité en fonction du sexe. Des travaux antérieurs ont signalé des taux de dispersion égaux chez les loups mâles et femelles de l'année, mais une dispersion biaisée en faveur des mâles chez les adultes (Jimenez et al. 2017). Si les mâles adultes diminuent la survie des petits (Ausband et al. 2017), les meutes devraient pousser les mâles à se disperser. À l'inverse, les femelles peuvent tirer plus d'avantages à rester dans la meute d'origine (par exemple, en obtenant une position secondaire de reproduction ; Ausband 2018). En outre, il semble que les femelles comptent plus souvent sur la formation de nouveaux territoires que sur l'immigration dans les meutes (Jimenez et al. 2017), ce qui permettrait de tirer plus d'avantages à retarder la dispersion lorsque les densités de meutes élevées rendent trop coûteuse la création d'un nouveau territoire.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Nos résultats peuvent aider les gestionnaires, notamment là où les loups gris continuent d'étendre leur aire de répartition actuelle. Étant donné que les meutes étaient généralement plus petites là où les densités de meutes étaient faibles, on pourrait s'attendre à des meutes plus petites dans les zones de recolonisation récente ou de mortalité élevée. Si cette relation est due en partie à la dispersion, ces mêmes zones pourraient connaître une colonisation relativement rapide. Une fois que la mosaïque territoriale commence à se remplir, on s'attend à ce que la taille des meutes augmente

généralement en même temps que les territoires se **compriment** (Sells et Mitchell 2020 ; Sells et al. 2021, 2022), ce qui peut produire des densités de population relativement élevées. Les gestionnaires peuvent également s'attendre à ce que les groupes de loups soient plus petits là où la disponibilité des proies est réduite et dans les zones où l'intensité des prélèvements est plus élevée. En revanche, une intensité de prélèvement plus faible peut ne pas influencer de manière substantielle la taille moyenne des meutes dans des systèmes similaires.

Notre approche a fourni le cadre d'un modèle prédictif de la taille moyenne des meutes. Malgré l'absence de données démographiques au sein des meutes, notre modèle a permis de prédire avec précision la taille moyenne annuelle des meutes de loups dans le Montana. Ce modèle peut être utilisé parallèlement à un **modèle mécaniste** de territoire récemment développé (Sells et Mitchell 2020 ; Sells et al. 2021, 2022) et aux modèles d'occupation existants (Miller et al. 2013, Rich et al. 2013) pour estimer l'abondance des loups avec des données limitées. Auparavant, cette approche basée sur l'occupation reposait sur un suivi intensif pour estimer la taille des meutes chaque année. Cette méthode est difficile, longue et coûteuse. Le suivi intensif de la taille des meutes n'est pas viable lorsque le nombre de meutes connues dépasse largement les 100 meutes distinctes réparties sur une zone estimée à $\geq 62\ 000$ km². L'incapacité à estimer avec précision la taille des meutes pourrait biaiser les estimations d'abondance à la baisse ou à la hausse, alors que notre modèle peut aider à prédire la taille moyenne annuelle des meutes pour améliorer la fiabilité des estimations d'abondance des loups. Notre modèle prédictif peut donc informer directement la gestion d'une population de grands carnivores.