

Examen de l'occupation dynamique des loups gris dans l'Idaho après une décennie de gestion par la chasse

Received: 30 November 2022

Revised: 25 April 2023


Accepted: 28 April 2023

DOI: 10.1002/jwmg.22453

THE
WILDLIFE
SOCIETY

RESEARCH ARTICLE

Examining dynamic occupancy of gray wolves in Idaho after a decade of managed harvest

David E. Ausband¹  | Sarah J. Thompson² | Brendan A. Oates² |
Shane B. Roberts² | Mark A. Hurley² | Matthew A. Mumma²

Résumé

Les loups gris (*Canis lupus*) ont été réintroduits dans l'Idaho, aux États-Unis, en 1995-1996. La suppression des protections de l'Endangered Species Act en 2011 a transféré la gestion des loups à l'État, où les loups ont ensuite été classés comme une espèce de gros gibier exploitée (c'est-à-dire chassée et piégée). Nous avons mis en œuvre une étude basée sur des caméras automatiques à travers l'Idaho de 2016 à 2021 dans le cadre d'un programme de surveillance de la population. Nous avons utilisé les images des caméras dans des modèles d'occupation pluriannuels, dynamiques et mono saisonniers pour examiner les changements potentiels dans la proportion asymptotique de la zone occupée par les loups et évaluer l'effet du prélèvement cumulé de loups de 2016 à 2021 sur l'occupation au cours de la dernière année de l'étude, 2021. Nous voulions également comprendre comment l'habitat, les proies, les humains, la récolte, le bétail et les prélèvements de loups liés aux proies affectaient l'occupation des loups par leurs effets sur la colonisation et l'extinction des cellules d'occupation au fil du temps. L'occupation des loups à l'échelle de l'État n'a pas changé de manière appréciable au cours de notre étude, avec la proportion de cellules d'enquête occupées à un maximum estimé de $0,44 \pm 0,03$ (SE) en 2018 et à un minimum de $0,39 \pm 0,03$ en 2020. La colonisation par les loups (c'est-à-dire la probabilité qu'une cellule passe d'inoccupée à occupée entre les années) était positivement associée à la couverture forestière, aux images d'humains et au pourcentage de cellules voisines qui étaient occupées. L'extinction des cellules (c'est-à-dire la probabilité de passer d'une cellule occupée à une cellule inoccupée entre deux années) était négativement associée à l'occupation des cellules voisines. Il existe des relations non linéaires entre le prélèvement de loups, la colonisation et l'extinction. Le modèle d'occupation sur une seule saison a démontré une relation positive entre le prélèvement et l'occupation à des niveaux de prélèvement faibles à modérés (10-30%), mais il y avait aussi des preuves que des niveaux élevés de prélèvement (>30%) réduisaient l'occupation. Nos résultats indiquent que bien que le prélèvement puisse influencer l'occupation des loups à des échelles locales, l'occupation des loups est restée relativement constante à travers l'état et les loups sont restés bien distribués à travers l'Idaho pendant la durée de l'étude.

INTRODUCTION

Les loups gris (*Canis lupus*) ont été réintroduits dans le parc national de Yellowstone et dans le centre de l'Idaho, aux États-Unis, en 1995 et 1996 (Bangs et Fritts 1996). La population réintroduite a rapidement augmenté en abondance et sa distribution s'est étendue à d'autres parties de l'Idaho, à l'ouest du Montana, au nord-ouest du Wyoming, à l'Oregon, à Washington et à la Californie, aux États-Unis. En 2009, les loups ont été retirés de la liste de l'Endangered Species Act et l'autorité de gestion est revenue aux États.

L'Idaho Department of Fish and Game (IDFG) a désigné les loups comme une espèce de gros gibier et la première saison de chasse au loup réglementée par l'État a débuté à l'automne 2009. En 2010, le rétablissement des protections de la loi sur les espèces menacées a interrompu la saison de chasse, mais la chasse annuelle et le piégeage ont repris à l'automne 2011 après le second retrait des protections de la loi sur les espèces menacées. Bien que généralement soutenue par les résidents de l'Idaho à l'époque (IDFG 2008), la mise en place d'une saison de prélèvement de loups (c'est-à-dire de chasse et de piégeage) dans l'Idaho (et simultanément dans le Montana) continue d'être controversée. Certains se sont inquiétés du fait que les niveaux de prélèvement de loups pourraient être insoutenables (Creel et Rotella 2010, Creel et al. 2015, Vucetich et Nelson 2017), tandis que d'autres ont soutenu que le nombre de loups prélevés ne menaçait pas la viabilité à long terme des loups dans la région (Gude et al. 2012). En fin de compte, seules des données fiables sur la population de loups permettront de clarifier les effets potentiels de la chasse et du piégeage sur les loups de l'Idaho.

Comme la population de loups de l'Idaho a augmenté après la réintroduction, il est devenu de plus en plus difficile de surveiller adéquatement la population par des captures et des colliers émetteurs. L'Idaho est largement passé à la collecte de données **non invasives** en 2015 pour les **modèles d'occupation** des loups, qui estiment la proportion de la zone chevauchée par ≥ 1 territoire de loups. Les modèles d'occupation sont particulièrement utiles pour le suivi de nombreuses espèces car ils s'appuient sur des données de détection et de non-détection relativement faciles à collecter et intègrent une détection imparfaite (c'est-à-dire des espèces présentes mais non détectées ; MacKenzie et al. 2006). Dans l'Idaho, les modèles d'occupation des loups ont d'abord été alimentés par les données des chasseurs et les enquêtes non invasives sur les excréments qui demandent beaucoup de travail (Ausband et al. 2014). Les caméras peuvent également fournir de telles données de détection et de non-détection et les progrès technologiques ont rendu les caméras plus fiables et le traitement de grands ensembles de données d'images plus efficace (Tabak et al. 2019, Norouzzadeh et al. 2021). L'association de caméras sensibles aux mouvements et de modèles d'occupation a fourni un cadre logique pour la surveillance des loups dans l'Idaho à l'échelle de l'État.

Nous voulions évaluer la stabilité de l'occupation des loups dans l'Idaho à travers le temps et les effets potentiels des covariables environnementales et humaines sur les probabilités qu'une zone soit occupée (c.-à-d. **colonisation**) ou libérée (c.-à-d. **extinction**) par les loups d'une année à l'autre. Nous avons utilisé des images provenant de caméras sensibles au mouvement pour construire un modèle d'occupation dynamique sur plusieurs années pour les loups gris dans l'habitat potentiel du loup en Idaho, en tenant compte des effets de la mortalité causée par l'homme et d'autres influences anthropiques et naturelles sur

l'occupation et les taux de colonisation et d'extinction. Nous avons prédit que l'occupation serait positivement affectée par l'abondance des ongulés (wapiti [*Cervus canadensis*], cerf [*Odocoileus* spp.], et orignal [*Alces alces*]), la couverture forestière, les caractéristiques topographiques qui améliorent le succès de la chasseursive des loups, la proportion du site de rendez-vous des loups (c'est-à-dire l'habitat d'élevage des petits), et l'occupation des zones adjacentes. En outre, nous avons prédit que l'occupation serait affectée négativement par la densité des routes publiques, la présence de bétail domestique (en raison du risque accru de mortalité humaine), et le nombre d'humains observés sur un site d'étude. Nous avons également étudié comment la récolte était associée à la colonisation et à l'extinction des cellules étudiées et si la robustesse locale de la population de loups (occupation des cellules adjacentes) ou la couverture de sécurité (couverture forestière) modulait cette relation. Enfin, nous avons cherché à savoir si le prélèvement de loups était associé à une extinction plus élevée et à des probabilités de colonisation plus faibles des cellules étudiées qui contenaient un grand nombre de bétail, où les efforts ciblés de retrait des loups étaient probablement plus fréquents (DeCesare et al. 2018), et si un prélèvement cumulatif plus important au cours de l'étude entraînait une occupation plus faible au cours de la dernière année de suivi.

ZONE D'ÉTUDE

Nous avons mené notre étude de 2016 à 2021 dans l'Idaho (152 292 km²; Figure 1). L'habitat variait considérablement dans notre zone d'étude, des forêts mésoiques au nord à la forêt montagnarde et à la steppe à sauge en se déplaçant vers le sud de l'État. La majeure partie de notre zone d'étude était constituée de forêts montagnardes. L'altitude varie de 216 à 3 859 m, les précipitations annuelles de 33 cm dans le sud de l'Idaho à 76 cm dans le nord de l'Idaho, et les températures moyennes de -51°C en hiver à 47°C en été. La majeure partie de l'Idaho (62%) appartient à l'État fédéral et est gérée en grande partie par le Service forestier des États-Unis et le Bureau of Land Management.

MÉTHODES

Collecte de données

Nous avons utilisé des images provenant de caméras sensibles au mouvement pour construire un **modèle d'occupation dynamique pluriannuel** pour les loups gris dans l'habitat potentiel du loup en Idaho, en tenant compte des effets de la mortalité causée par l'homme et d'autres influences anthropiques et naturelles sur l'occupation initiale au début de l'étude et les taux de colonisation et d'extinction. Nous avons projeté une grille de 686 km² de cellules d'enquête ($n = 334$) à travers l'Idaho (Figure 1). Nous avons choisi cette taille de cellule pour nous rapprocher de la taille moyenne du territoire d'une seule meute de loups (Ausband et al. 2014). Nous avons exclu les cellules dans la partie sud de l'Idaho où les niveaux élevés d'habitation humaine et de culture agricole rendent le paysage généralement inapproprié pour les loups (Nadeau et al. 2009). Nous avons placé une caméra sensible au mouvement (Reconyx® PC900 ou Hyperfire 2, Holmen, WI, USA) dans chacune des 222 cellules restantes (Figure 1) réglées sur le déclenchement du mouvement, prenant 3 images par événement de déclenchement sans pause entre les déclenchements. Au cours de la période 2016-2021, le personnel de l'IDFG a déployé des caméras sensibles au mouvement le long des routes et des sentiers dans un rayon de 500 m autour des sites de rendez-vous des loups (identifiés lors d'un suivi antérieur) ou dans l'habitat hautement approprié des sites de rendez-vous des loups prédit à l'aide d'un modèle développé antérieurement (Ausband et al.

2010, Jacobs et Ausband 2018a). Dans les cellules sans sites de rendez-vous identifiés, nous avons sélectionné les emplacements pour le déploiement des caméras en choisissant la parcelle la plus grande et la plus contiguë de l'habitat du site de rendez-vous hautement approprié prédit (c'est-à-dire que le modèle a prédit une forte probabilité de sélection). Nous avons inclus une zone tampon de 500 m autour de chaque point pour permettre au personnel de terrain de choisir des lieux de déploiement des caméras qui étaient perçus comme susceptibles d'être rencontrés par les loups (par exemple, la jonction de deux routes peu utilisées ou désaffectées). Nous avons déployé la plupart des caméras avant le 1^{er} juillet (les conditions d'enneigement ont influencé le moment du déploiement des caméras) et les avons récupérées après le 15 septembre de chaque année. Nous n'avons pas appâté les caméras sensibles au mouvement et les avons placées à des hauteurs >2,5 m lorsque cela était possible, afin d'éviter les dommages causés par la faune et de décourager le vol (Jacobs et Ausband 2018b). En 2016, nous avons orienté les caméras par rapport à la route (ou au sentier) afin de maximiser la longueur de la route dans le champ de vision de chaque caméra (par exemple, champ de vision orienté vers le bas du sentier), tandis que pour 2017-2021, nous avons essayé de placer les caméras perpendiculairement à la route ou au sentier afin que les animaux traversent une plus grande partie du réseau de capteurs de mouvement de chaque caméra et augmentent la probabilité d'être détectés.

Nous avons examiné les images obtenues à l'aide du logiciel Timelapse2 (S. Greenberg, Université de Calgary, Alberta, Canada). Pour les images collectées entre 2019 et 2021, nous avons utilisé l'algorithme de détection d'objets MegaDetector pour identifier une grande partie de l'intervalle de 2 semaines. Nous avons utilisé des images de loups pour générer des historiques de détection pour les 6 années de l'étude. Par exemple, l'historique de détection sur 6 ans d'une caméra qui n'a capturé des images de loups que pendant la troisième période d'échantillonnage de l'année 1 et la deuxième période d'échantillonnage de l'année 3 prendrait le format suivant : 0010000 00000000100000 0000000 0000000 0000000.

Préparation des covariables

Nous avons pris en compte des covariables connues pour affecter l'occupation des loups à partir d'études antérieures, telles que le pourcentage de couverture forestière, la densité des routes (km/km²), l'altitude, la pente et la rugosité du terrain (Tableau 1 ; Rich et al. 2013, Ausband et al. 2014). Nous avons généré plusieurs covariables supplémentaires à partir de données d'images, en supposant que les caméras pouvaient fournir un indice d'activité à chaque caméra pour 2 échelles de temps (annuellement et sur chaque intervalle d'échantillonnage de 2 semaines). Nous avons considéré les images des ongulés (orignal, wapitis et cerfs), de l'activité humaine (hommes et véhicules) et de l'activité du bétail (vaches et moutons) comme des covariables susceptibles de décrire l'occupation initiale, la détection, la colonisation ou l'extinction des loups. Étant donné qu'un seul individu peut être photographié à plusieurs reprises sur une courte période (par exemple, une vache en train de brouter), nous avons calculé les covariables basées sur les images comme le nombre d'heures dans chaque échelle de temps (c'est-à-dire l'intervalle de 2 semaines, la période d'étude estivale) où l'espèce d'intérêt (par exemple, la proie, l'homme, le bétail) a été enregistrée au moins une fois, au lieu de comptabiliser le nombre d'images de chaque espèce. Par exemple, nous avons regardé chaque heure, et s'il y avait des images de vaches pendant une heure, cette heure était enregistrée comme 1. Ainsi, la valeur maximale a été plafonnée à 24 par jour. En plus de l'indice de bétail basé sur l'image, nous avons utilisé les limites de l'allocation de

pâturage et les enregistrements de pâturage autorisés pour générer un indice estival de l'abondance du bétail sur les terres gérées par le Bureau of Land Management, le United States Forest Service et l'Idaho Department of Lands. Pour chaque cellule de l'année d'étude, nous avons additionné les animaux-unités-mois (AUM) facturés (Bureau of Land Management), autorisés (U.S. Forest Service) et permis (Idaho Department of Lands) pendant la période du 15 juin au 30 septembre dans toutes les zones d'élevage gérées par ces agences. Pour les allotissements qui dépassaient les limites des cellules d'occupation, nous avons divisé et alloué les UAM en fonction de la superficie de l'allotissement dans chaque cellule.

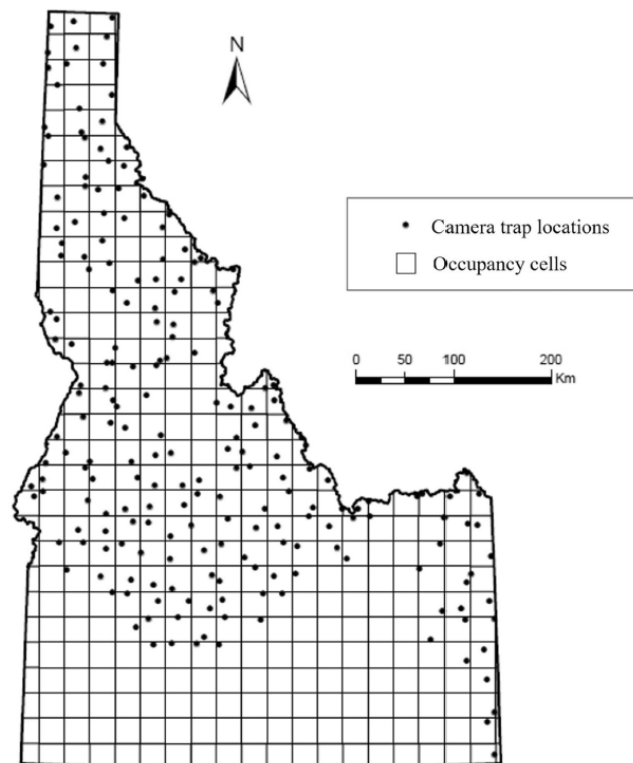


FIGURE 1. Grille d'occupation à l'échelle de l'État et emplacements des caméras sensibles au mouvement utilisées pour collecter des images pour la modélisation de l'occupation des loups dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021. Nous n'avons pas déployé de caméras dans certaines cellules d'enquête en raison de l'accès à des terrains privés ou de restrictions sur les installations dans les zones sauvages désignées par le gouvernement fédéral

Le département de la pêche et de la chasse de l'Idaho (Idaho Department of Fish and Game) a mis en place une obligation de déclaration pour tous les loups chassés ou piégés dans l'Idaho. Ces rapports sont conservés dans une base de données combinée avec des informations sur les loups retirés pour la gestion du bétail et des conflits liés aux proies, ainsi que sur toutes les autres mortalités de loups en Idaho documentées par l'IDFG. Pour notre évaluation de la mortalité causée par l'homme, nous avons utilisé toutes les mortalités documentées qui contenaient des informations de localisation suffisamment précises pour les attribuer à une cellule d'occupation (c'est-à-dire la récolte) et nous avons additionné ces mortalités au cours de l'année précédant chaque période d'échantillonnage pour chaque cellule. Par exemple, la valeur de la récolte de loups pour la période d'échantillonnage 2016 comprend toutes les récoltes déclarées qui ont eu lieu entre le 15 juin 2015 et le 14 juin 2016. La plupart des prélèvements de loups ont eu lieu en hiver, en dehors de la période d'échantillonnage estivale. De plus, même si une cellule était inoccupée pendant l'été, nous

avons supposé que la récolte pouvait encore avoir lieu pendant l'hiver suivant en raison de la possibilité pour les loups de coloniser une cellule inoccupée pendant l'automne et l'hiver suivant notre période d'étude estivale. Enfin, nous avons utilisé la superficie (km²) de l'habitat du site de rendez-vous hautement approprié dans chaque cellule et la proportion de cellules voisines occupées par les loups comme covariables prédictives de l'occupation.

TABLEAU 1. Covariables utilisées pour modéliser l'occupation dynamique et les 4 sous-modèles d'un modèle d'occupation dynamique (détection [p], occupation initiale [ψ_{2016}], colonisation [γ] et extinction [ϵ]) des loups gris en Idaho, États-Unis, 2016-2021. Les covariables non dynamiques (site) étaient statiques pendant toute la durée de l'étude, les covariables variant annuellement (année) avaient une valeur différente pour chaque année d'étude, et les covariables au niveau de l'intervalle variaient pour chaque intervalle de détection de 2 semaines au cours de chaque année. Certaines covariables peuvent être analysées comme une valeur de 2016 seulement pour ψ_{2016} , des totaux annuels pour γ et ϵ , ou des totaux de 2 semaines pour p (par exemple, heures-images d'ongulés). Si une covariable n'a pas été prise en compte dans un sous-modèle, elle est laissée en blanc

Covariate	Form ^a	Source	p	ψ_{2016}	γ	ϵ
Proportion forest (cell)	L and Q	Gap analysis project ^b	Site	Site	Site	Site
Proportion forest (100-m radius)	L and Q	Gap analysis project ^b	Site			
Rendezvous site habitat	L and Q	Ausband et al. (2010)	Site	Site	Site	Site
Elevation	L and Q	Digital Elevation Model (30-m), cell average		Site	Site	Site
Slope	L and Q	Digital Elevation Model (30-m), cell average		Site		
Roughness	L and Q	Digital Elevation Model (30-m), cell average		Site		
Road density	L and Q	km/km ² of open roads within cell ^c	Site	Site		
Livestock stocking rate	L and Q	Sum of cattle animal unit months (AUMs) based on grazing data from major land management agencies ^d		2016	Year	Year
Ungulate image-hours	L	Number of hours with ≥ 1 ungulate image (truncated 13 high annual values to 140)		2016	Year	Year
Livestock image-hours	L	Number of hours with ≥ 1 cow or sheep image (truncated 14 high annual values to 200)		2016	Year	Year
Human image-hours	L	Number of hours with ≥ 1 human or vehicle image (truncated 17 high annual values to 350)		2016	Year	Year
Occupied neighboring cells	L	Percent of total neighboring cells that had ≥ 1 wolf image taken during that study season		2016	Year	Year
Year	Categorical	Variable for each year ($n = 5$)				
Year 2016	Categorical	Variable for year 2016 versus all other years ($n = 2$)				
Wolf harvest ^e	L and Q	Number of wolves harvested in occupancy cell during previous year			Year	Year
Functioning days	Log	Log of operational days to account for cameras that did not operate for entire interval				Interval

^aL = relation linéaire considérée, Q = relation quadratique considérée.

^bU.S. Geological Survey Gap Analysis Project (2016).

^cIdaho Department of Parks and Recreation trails and roads layer.

^dU.S. Forest Service, Bureau of Land Management, and Idaho Department of Lands grazing allotments.

^eLa chasse au loup n'a pas été prise en compte lors de l'élaboration du modèle de base, mais elle a été ajoutée et testée lors de l'étape finale de sélection du modèle.

Nous avons préparé les covariables pour l'analyse en tronquant les valeurs aberrantes après une évaluation visuelle de chaque covariable (Tableau 1), puis en normalisant (c'est-à-dire 1 écart-type autour d'une moyenne de zéro) les covariables continues afin d'améliorer la convergence des modèles (Fiske et Chandler 2011). Nous avons vérifié les corrélations entre

les covariables à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman (r) et considéré que toute paire de variables avec des valeurs $r > 0,60$ était colinéaire (Dormann et al. 2013) et nous avons retenu la variable colinéaire qui était plus facile à interpréter.

Nous avons utilisé un modèle d'occupation dynamique multisaisonnier (c'est-à-dire pluriannuel) (Mackenzie et al. 2003) pour évaluer les probabilités de détection (p), d'occupation initiale (ψ_{2016}), de colonisation (γ ; c'est-à-dire la transition d'inoccupé à occupé au cours de l'année suivante) et d'extinction (ϵ ; c'est-à-dire la transition d'occupé à inoccupé au cours de l'année suivante). L'approche comprenait deux sous-modèles : un modèle de détection, qui estime p en fonction des covariables au niveau du site, et un modèle d'état, qui décrit les relations entre ψ_{2016} , γ et ϵ avec des covariables statiques qui varient uniquement entre les sites, des covariables dynamiques, qui varient entre les années, et des covariables au niveau de l'intervalle qui varient entre les périodes d'échantillonnage au cours d'une même année (MacKenzie et al. 2003). Nous avons également testé indirectement les effets de la mortalité d'origine humaine sur l'occupation (ψ_{2021}) en examinant l'effet de la mortalité d'origine humaine cumulée au cours de l'étude sur la dernière année des données de détection et de non-détection à l'aide d'un modèle d'occupation à saison unique. Compte tenu de la durée de nos périodes d'échantillonnage chaque année et de la capacité des loups à se déplacer sur des distances considérables, nos estimations d'occupation sont mieux définies comme la proportion de la zone (cellules d'enquête) occupée par ≥ 1 loup à un moment donné au cours de la période d'échantillonnage de 2 mois (occupation asymptotique ; Efford et Dawson 2012, Neilson et al. 2018). Étant donné que notre méthodologie était cohérente tout au long de l'étude et que nous n'étions pas intéressés par l'occupation absolue, cette approche était appropriée pour répondre à notre objectif principal d'examiner les changements annuels dans l'occupation des loups. Pour tenir compte des périodes d'échantillonnage où une caméra n'a pas fonctionné pendant toute la période et aurait donc une probabilité plus faible de détecter les loups, nous avons inclus le log des jours opérationnels pour cette caméra et la période d'échantillonnage dans le sous-modèle de détection. Nous avons mis en œuvre tous les modèles dans le programme R (version 4.0.5 ; R Core Team 2021) en utilisant la fonction `colext` dans le package `unmarked` (Fiske et Chandler 2011).

Pour évaluer les combinaisons potentielles de covariables, nous avons sélectionné les covariables selon un processus en plusieurs étapes. Nous avons commencé par un modèle hautement paramétré qui incluait des relations linéaires pour chaque covariable dans chaque sous-modèle du modèle dynamique d'occupation (p , ψ_{2016} , γ , ϵ). Pour tenir compte de l'influence potentielle du changement d'angle de la caméra par rapport aux routes et aux sentiers sur la probabilité de détection, nous avons comparé une structure à 6 catégories pour l'année (c.-à-d. détection différente chaque année) à une structure à 2 catégories (c.-à-d. 2016 vs. toutes les autres années) dans le sous-modèle de détection, en retenant la structure la mieux soutenue, telle que déterminée par le critère d'information d'Akaike ajusté pour les petites tailles d'échantillon (AIC_c ; Burnham et Anderson 2002). Ensuite, pour les covariables continues (Tableau 1), nous avons comparé les relations linéaires et quadratiques de chaque covariable séparément, en retenant la relation la mieux étayée. Nous avons effectué chaque comparaison en modélisant toutes les autres covariables sous leur forme linéaire. Nous avons ensuite combiné la structure la mieux étayée pour l'année et la relation (linéaire ou quadratique) pour chaque covariable afin de construire un modèle saturé (Tableau 1). En

utilisant le modèle saturé comme point de départ, nous sommes passés à un processus d'élimination progressive des covariables, en supprimant séquentiellement les covariables les moins soutenues jusqu'à ce que les suppressions n'entraînent plus une valeur AIC_c plus faible pour former notre modèle de base (Arnold 2010). Nous avons ensuite testé l'effet du prélèvement de loups sur l'occupation en construisant 4 modèles supplémentaires qui incorporaient le prélèvement de loups et les enlèvements comme covariables dans les modèles d'extinction et de colonisation. Les 4 modèles ont incorporé le nombre de loups prélevés avec des relations linéaires et quadratiques, et comme terme interactif avec la couverture forestière et un terme interactif avec l'occupation des cellules voisines.

Nous avons testé l'adéquation du modèle saturé (c'est-à-dire intégrant toutes les covariables initialement considérées) à l'aide d'un test bootstrap paramétrique d'adéquation basé sur le χ^2 de Pearson, où $P > 0,05$ indique une adéquation adéquate du modèle (Fiske et Chandler 2011). Nous avons dérivé la probabilité d'occupation annuelle ($\psi_{2017}-\psi_{2021}$) pour les années postérieures à 2016 en utilisant les estimations du modèle de ψ_{2016} , p , γ , et ϵ et en projetant vers l'avant pour chaque année d'étude. Nous avons calculé les erreurs standard pour ces valeurs dérivées en utilisant une méthode bootstrap (Kéry et Chandler 2012). Pour générer des prédictions basées sur un modèle, nous avons fixé toutes les covariables à leur valeur moyenne et fait varier la covariable d'intérêt des valeurs minimales et maximales observées. Sauf indication contraire, nous avons tracé les axes des figures avec les valeurs originales et non standardisées des covariables.

Pour tester directement les effets de la récolte de loups sur l'occupation, nous avons calculé la récolte cumulée de loups dans chaque cellule d'enquête en additionnant toutes les mortalités de loups causées par l'homme de 2016 au printemps 2021. Nous avons ensuite inclus le prélèvement cumulé de loups comme covariable dans le sous-modèle d'occupation (ψ_{2021} -saison unique) d'un modèle d'occupation saison unique qui a utilisé des données de caméras sensibles au mouvement collectées du 15 juin 2021 au 31 septembre 2021. Nous avons également inclus des covariables des sous-modèles ψ_{2016} et p du modèle de base de l'occupation dynamique. Nous avons exclu les covariables du modèle de base qui n'étaient pas applicables (par exemple, l'année) ou celles qui empêchaient la convergence des modèles (par exemple, la densité des routes).

RÉSULTATS

Après avoir pris en compte les terres privées et les restrictions sur les installations dans les zones sauvages désignées par le gouvernement fédéral, nous avons déployé 206-209 caméras chaque été de 2016 à 2021. Nous avons recueilli des données d'image à partir de 191-197 caméras chaque année après avoir pris en compte les caméras endommagées, perdues ou volées (Figure 1 ; Tableau 2). Nous avons observé des loups sur 31-39% des caméras opérationnelles et des juvéniles (c'est-à-dire âgés de <6 mois) sur 2-11% des caméras opérationnelles par an (Tableau 2). Nous avons attribué 2 484 mortalités de loups documentés à des cellules d'occupation du 15 juin 2015-14 juin 2021 (97% de tous les enregistrements de mortalité ; IDFG, données non publiées). Les sources de mortalité cumulées considérées comme des prélèvements dans cette étude étaient 43,8% de chasse, 36,1% de piégeage, 17,7% d'actions de contrôle pour la gestion des conflits, 0,9% d'abattage illégal, 0,8% d'animaux tués sur la route, 0,5% de cause inconnue, et 0,3% d'autres (par

exemple, abattage par le train, accident ; K. E. Oelrich, IDFG, données non publiées). Les totaux des prises annuelles à l'échelle de l'État allaient de 288 dans l'année précédant la période d'échantillonnage de l'été 2017 (c.-à-d. du 15 juin 2016 au 14 juin 2017) à 579 dans l'année précédant la période d'échantillonnage de l'été 2020 (c.-à-d. du 15 juin 2019 au 14 juin 2020). Dans chaque cellule d'enquête (c.-à-d. des cellules de 686 km²), les prises allaient de 0 à 23 loups par an ($\bar{x} = 1,8$, écart-type = 2,9).

Dans les évaluations préliminaires, nous avons retenu des relations linéaires pour toutes les covariables dans les sous-modèles, à l'exception de la densité des routes dans le sous-modèle de détection, qui était mieux soutenue en tant que relation quadratique sur la probabilité de détection (Figure 2A). La structure à 6 catégories pour l'effet de l'année sur la probabilité de détection (Figure 2B) était mieux soutenue que la structure à 2 catégories dans le sous-modèle de détection ($\Delta AIC_c = 8,6$). Le modèle saturé a indiqué un ajustement adéquat du modèle ($P = 0,85$).

TABLEAU 2. Résumé du déploiement des caméras sensibles au mouvement et des images capturées pour l'estimation de l'occupation des loups gris dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021

	2016	2017	2018	2019	2020	2021
Cameras deployed	207	207	209	209	206	206
Cameras contributing data ^a	194	194	191	197	195	194
Total wolf images ^b	1,860	1,233	2,084	2,079	1,372	1,993
Cameras with ≥ 1 adult wolf	67	76	72	74	60	64
Cameras with ≥ 1 wolf juvenile	4	22	16	11	10	10

^aLa différence entre le nombre d'appareils photo déployés et le nombre d'appareils photo contribuant aux données est due à la défaillance de l'appareil photo en raison de dommages causés par les conditions météorologiques, la faune ou le vol par l'homme.

^bIl s'agit d'images répétées d'un même individu prises lors d'un même événement déclencheur de 3 images.

Notre processus d'élimination progressive des covariables a réduit le modèle saturé de 44 paramètres à un modèle de base de 25 paramètres (Tableau S1 et Figure S1, disponibles dans les informations complémentaires). La majorité des covariables de notre modèle de base étaient stationnaires dans le temps (Figures S1A-S1E) et la seule covariable variant annuellement (UAM de bétail) présentait une variabilité spatiale considérablement plus importante que la variabilité temporelle (Figure S1F). Dans notre dernière étape de sélection de modèle, où nous avons évalué les covariables de prélèvement de loups (Figure S1G) dans les sous-modèles de colonisation et d'extinction, seul 1 modèle a obtenu un soutien similaire au modèle de base ($< 2,0 AIC_c$; Tableau 3). Ce modèle incluait des relations quadratiques pour le prélèvement de loups dans les sous-modèles de colonisation et d'extinction (Figures 3 et 4 ; Tableau S1).

Le modèle le mieux supporté a indiqué une relation positive entre la probabilité de détection et le pourcentage de couverture forestière dans un rayon de 100 m autour de la caméra ($\beta = 0,08$, SE = 0,05), le pourcentage de couverture forestière dans la cellule d'étude ($\beta = 0,16$, SE = 0,06), et le logarithme des jours de fonctionnement de la caméra ($\beta = 0,96$, SE = 0,16), bien que la couverture forestière dans la cellule d'étude n'ait pas été fortement prédictive. La probabilité de détection était négativement associée à la quantité d'habitat du site de rendez-vous ($\beta = -0,10$, SE = 0,05). La probabilité de détection des loups a augmenté avec la densité

des routes jusqu'à environ 0,6 km/km², après quoi elle a diminué (Figure 2A). Avec toutes les autres covariables maintenues à des valeurs moyennes, la détection a varié d'un minimum de 0,24 (IC 95 % = 0,18-0,30) en 2020 à un maximum de 0,38 (IC 95 % = 0,32-0,43) en 2017 (Figure 2B).

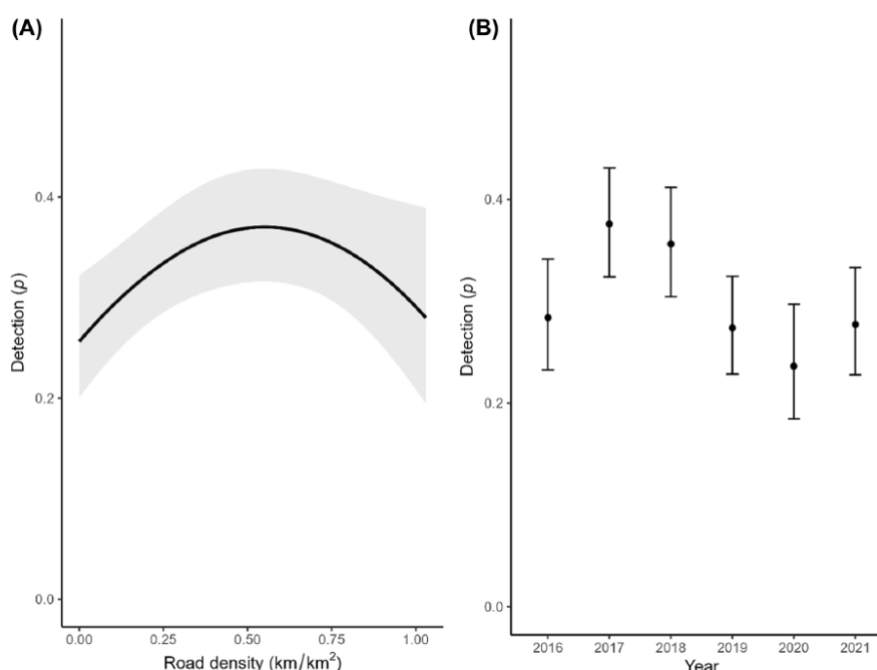


FIGURE 2. Effets partiels de la densité routière (km/km²) et de l'année sur la probabilité de détection (p) des loups gris à partir du modèle d'occupation dynamique le mieux étayé utilisant des images de caméras sensibles au mouvement recueillies chaque été dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021. Les polygones ombrés (A) et les barres (B) représentent les intervalles de confiance à 95%

Le meilleur modèle pour l'occupation initiale (ψ_{2016}) comprenait une relation positive avec le couvert forestier cellulaire ($\beta = 0,80$, SE = 0,22), l'altitude moyenne ($\beta = 0,47$, SE = 0,21) et les images de bétail au cours de la première année ($\beta = 0,34$, SE = 0,19), bien que les images de bétail n'aient pas été fortement prédictives. L'occupation initiale (ψ_{2016}) était négativement liée à la pente moyenne ($\beta = -0,31$, SE = 0,20 ; Figure 4).

Le modèle le mieux étayé a indiqué que la colonisation locale avait une relation positive avec le couvert forestier cellulaire ($\beta = 0,56$, SE = 0,18). La colonisation était négativement associée aux valeurs annuelles de l'UAM du bétail ($\beta = -0,45$, SE = 0,20). La colonisation a montré une relation non linéaire avec le prélèvement de loups, la probabilité de colonisation augmentant jusqu'à ce que le prélèvement atteigne environ 5 loups par cellule et diminuant ensuite avec un prélèvement supplémentaire ; les intervalles de confiance étaient larges, cependant, suggérant que la probabilité de colonisation n'était pas bien prédite à des niveaux de prélèvement plus élevés (Figure 3A). La probabilité d'extinction locale était négativement associée à l'occupation des cellules voisines ($\beta = -0,48$, SE = 0,16) et à l'altitude ($\beta = -0,32$, SE = 0,17), bien que l'altitude ne soit pas fortement prédictive. La probabilité d'extinction locale a également montré une relation non linéaire avec le prélèvement de loups (Figure 3B), mais où la probabilité d'extinction a diminué lorsque le prélèvement de loups a augmenté de 0 à 8 loups et a augmenté par la suite. Avec toutes les covariables fixées à leurs valeurs moyennes, la probabilité prédite de colonisation était de 0,25 (SE = 0,03) et était légèrement inférieure à la probabilité prédite d'extinction (0,30, SE = 0,04) bien que les intervalles de

confiance à 95% se chevauchaient entre les deux estimations. L'occupation projetée à l'échelle de l'État ($\psi_{2016}-\psi_{2021}$) n'était pas significativement différente pendant la durée de l'étude de 6 ans, avec un maximum estimé de $0,44 \pm 0,03$ en 2018 et un minimum de $0,39 \pm 0,03$ en 2020 (Figure 5). Une comparaison des probabilités d'occupation cartographiées et spécifiques aux cellules entre 2016 et 2021 a montré que les loups sont restés largement répartis dans l'Idaho pendant toute la durée de l'étude (Figure 6).

TABLEAU 3. Résultats de la sélection de modèles pour les modèles d'occupation dynamiques utilisant des images de pièges photographiques d'été pour examiner les effets de la récolte de loups sur la détection des loups (p), l'occupation (ψ), la colonisation (γ) et l'extinction (ε) dans l'Idaho, 2016-2021. Nous avons inclus le modèle nul (aucune covariable dans aucun sous-modèle) à des fins de comparaison. Nous avons classé les modèles en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC_c). Le modèle de base pour p incluait le pourcentage de couverture forestière dans la cellule et la couverture forestière dans un rayon de 100 m, la densité routière comme terme linéaire et quadratique, les photos d'ongulés, l'année et le logarithme des jours de fonctionnement. Le modèle de base pour ψ incluait le couvert forestier, l'altitude moyenne, la pente moyenne et les images de bétail ; γ incluait le couvert forestier, les AUMs de bétail et les images de bétail ; ε incluait l'altitude moyenne et le fait que la cellule voisine était occupée ou non. Le prélèvement de loups² a été inclus dans les modèles de colonisation et d'extinction et indique l'inclusion d'une relation quadratique

Model	Parameters	ΔAIC_c	Model weight
Base; γ + wolf harvest ² ε + wolf harvest ²	29	0.00	0.52
Base	25	1.27	0.27
Base; γ + wolf harvest ε + wolf harvest	27	3.85	0.08
Base; γ + wolf harvest × occupied neighbors ε + wolf harvest × occupied neighbors	30	3.94	0.07
Base; γ + wolf harvest × cell forest cover ε + wolf harvest × cell forest cover	30	4.28	0.06
Saturated	44	41.43	<0.01
Null	4	222.03	<0.01

Notre modèle d'occupation sur une seule saison indique une relation entre le prélèvement cumulé de loups et l'occupation ($\psi_{2021\text{single-season}}$). Les modèles contenant des relations linéaires et quadratiques avec le prélèvement cumulé de loups ont bénéficié d'un soutien similaire ($<2,0 AIC_c$) et ont tous deux surpassé le modèle de base (Tableau 4 ; Tableau S3, disponible dans Supporting Information). Le modèle contenant la relation quadratique a indiqué qu'à des valeurs faibles et intermédiaires, le prélèvement cumulé était positivement corrélé avec l'occupation, mais que l'occupation diminuait à des valeurs de prélèvement élevées (Figure 7A). Le modèle contenant la relation linéaire indique une corrélation positive entre le prélèvement de loups et l'occupation (Figure 7B).

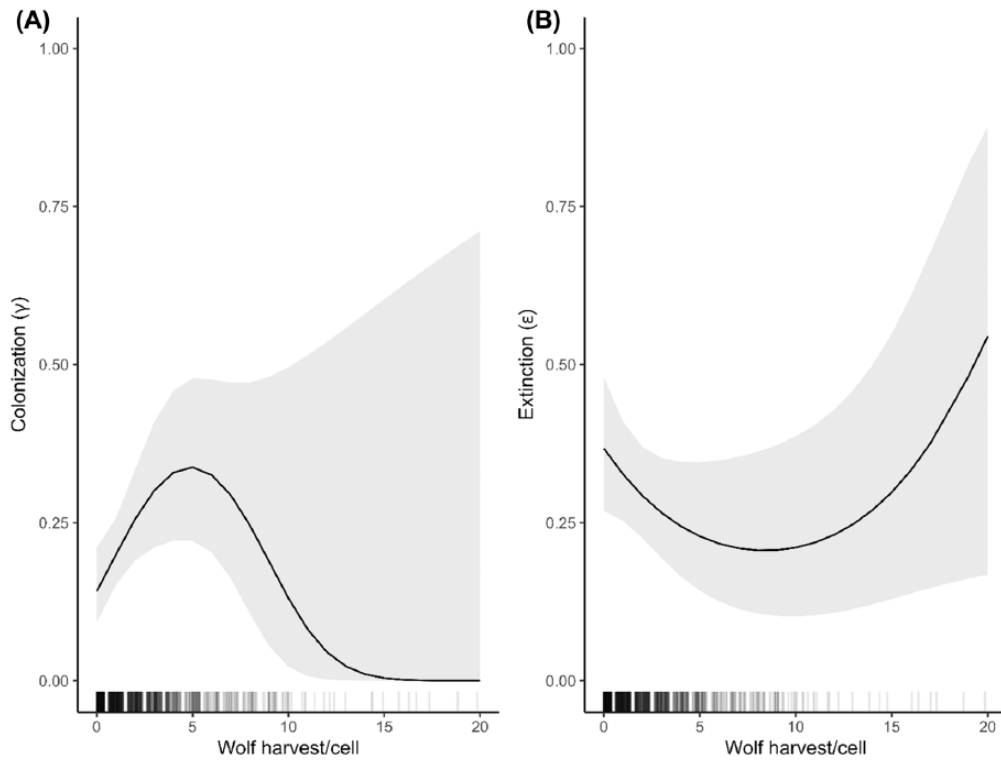


FIGURE 3. Effets partiels des prélèvements de loups gris spécifiques aux cellules sur les probabilités de colonisation (A) et d'extinction (B) estimés à partir du modèle d'occupation dynamique le mieux étayé à l'aide d'images de caméras sensibles au mouvement recueillies chaque été dans l'Idaho, aux États-Unis, de 2016 à 2021. Les zones ombrées représentent les intervalles de confiance à 95%. Les coches le long de l'axe des x sont des valeurs de prélèvement de loups par cellule et par année

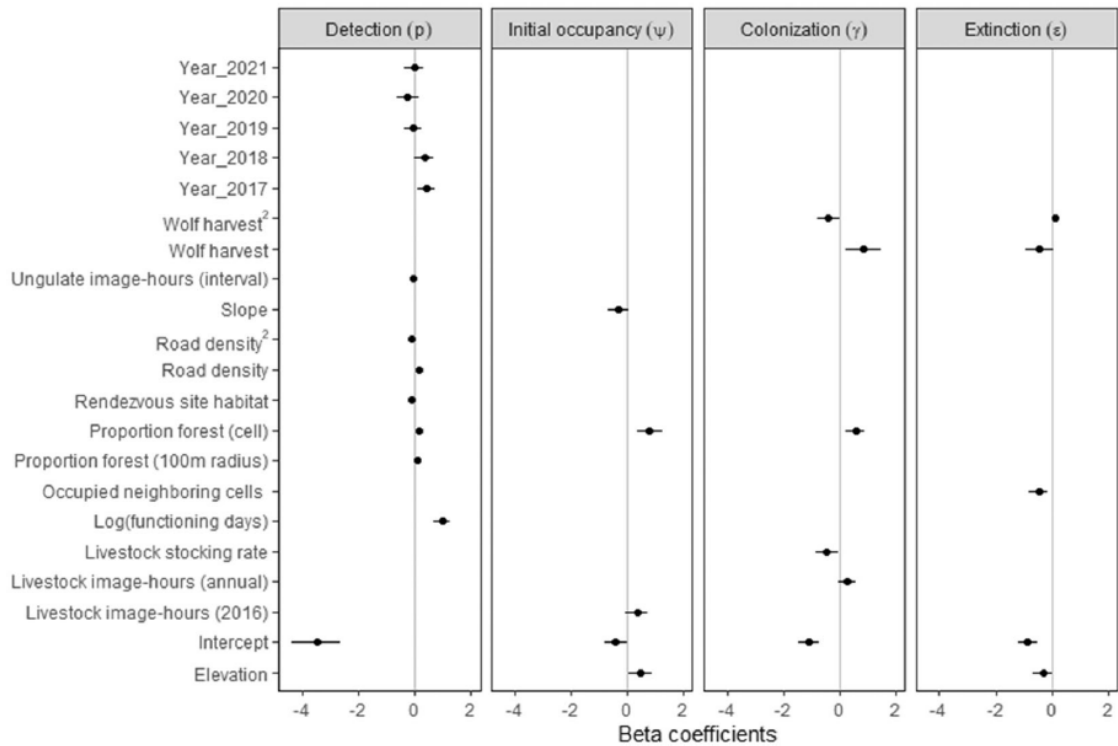


FIGURE 4. Coefficients bêta (et IC à 95%) pour la probabilité de détection du loup gris (p), l'occupation initiale (ψ_{2016}), la colonisation (γ) et les sous-modèles de probabilité d'extinction (ϵ) du modèle d'occupation dynamique le plus performant dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021. Les covariables élevées à la deuxième puissance (par exemple, la densité routière²) indiquent une relation quadratique

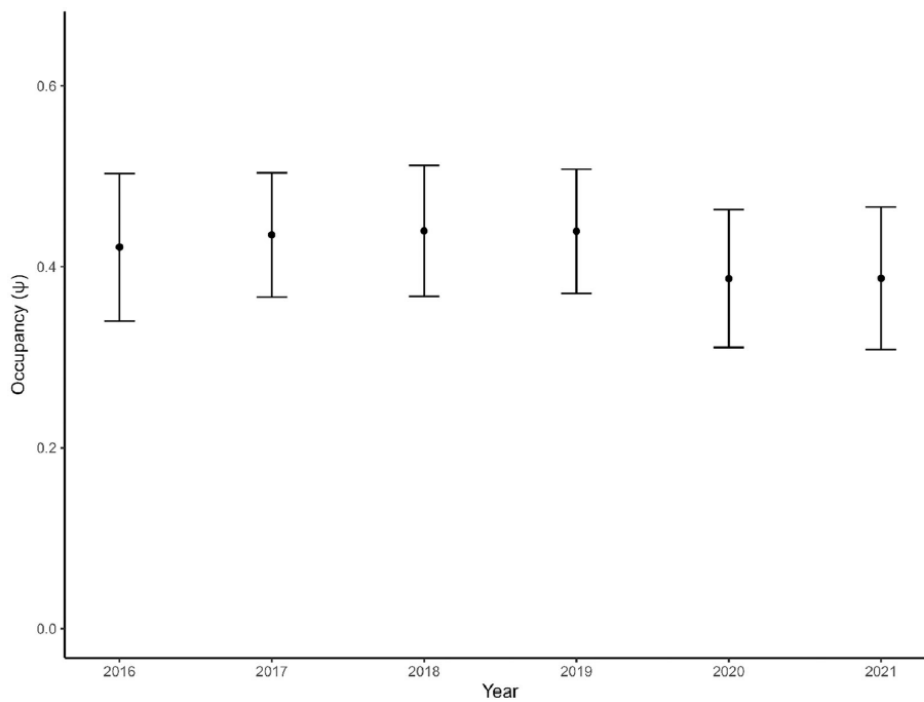


FIGURE 5. Estimations d'occupation à l'échelle de l'État (\pm 95% IC) pour les loups gris à partir du modèle d'occupation dynamique le mieux étayé utilisant des images de caméras sensibles au mouvement collectées chaque été dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021

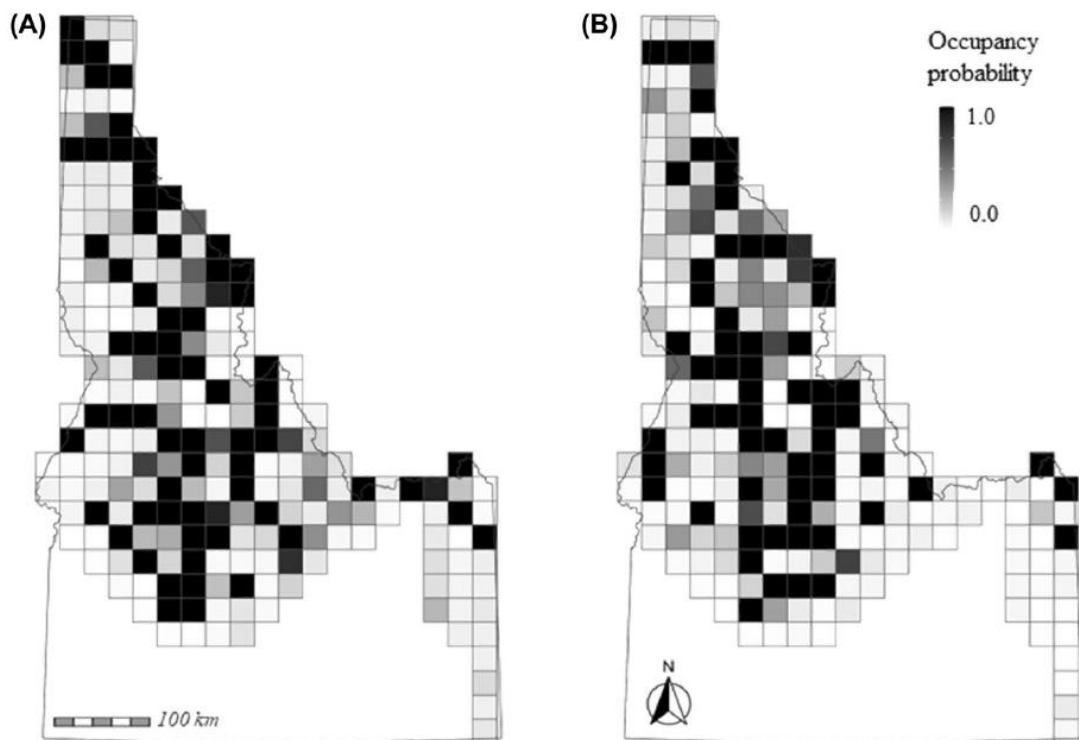


FIGURE 6. A) 2016 et B) 2021 probabilité d'occupation des loups par cellule prédite à partir du modèle d'occupation dynamique le mieux étayé utilisant des images de caméras sensibles au mouvement recueillies chaque été dans l'Idaho, États-Unis, 2016-2021

DISCUSSION

Nous avons estimé l'occupation (c'est-à-dire la proportion asymptotique de la zone occupée) en utilisant des caméras sensibles au mouvement sur une grande échelle spatiale (152 292 km²) afin d'examiner les changements potentiels de l'occupation dans une population de

loux exploitée. L'occupation des loups n'a pas changé de manière significative au cours des 6 années de notre étude malgré un prélèvement considérable (par exemple, ~500 loups en 2021), et nos estimations de la colonisation et de l'extinction étaient probablement compensatoires (c'est-à-dire que les intervalles de confiance à 95% se chevauchaient). Nous avons cependant observé des relations non linéaires entre le prélèvement de loups et la colonisation et l'extinction, suggérant que des niveaux plus élevés de prélèvement de loups pourraient affecter l'occupation à des échelles locales. La probabilité de colonisation des cellules diminue lorsque >5 loups sont prélevés par cellule, alors que la probabilité d'extinction des cellules augmente lorsque >8 loups sont prélevés par cellule. Cependant, à des niveaux de prélèvement inférieurs, les moyennes des courbes de réponse prédites indiquaient des tendances opposées (c'est-à-dire une augmentation de la colonisation et une diminution de l'extinction lorsque <5 ou <8 loups étaient prélevés, respectivement). Le modèle incluant le prélèvement de loups a obtenu un soutien similaire à celui de notre modèle de base, suggérant une moindre influence du prélèvement par rapport aux autres covariables. Nous avons émis l'hypothèse que les relations non linéaires en réponse à la récolte pourraient être expliquées par les différences entre les effets de la récolte par les chasseurs ou les trappeurs et les prélèvements de loups liés aux conflits, étant donné que les actions liées aux conflits sont destinées à réduire l'abondance des loups dans des zones de conflit spécifiques et peuvent avoir pour objectif d'éliminer des meutes entières. Par conséquent, nous avons effectué une analyse post hoc dans laquelle nous avons considéré un modèle qui séparait la mortalité liée aux prélèvements de la mortalité liée aux conflits. Ce modèle a reçu moins de soutien que notre modèle où les deux types de mortalité des loups ont été combinés (Tableau S4, disponible dans les informations complémentaires).

TABLEAU 4. Résultats de la sélection des modèles pour les modèles d'occupation à saison unique utilisant des images de caméras sensibles au mouvement pour examiner les effets du prélèvement cumulé de loups sur l'occupation des loups en Idaho, États-Unis, été 2021. Nous avons classé les modèles en utilisant le critère d'information d'Akaike ajusté pour la petite taille de l'échantillon (AIC_c). Le modèle de base incluait le couvert forestier, la quantité d'habitat du site de rendez-vous, l'élévation, la pente, les images de bétail. Wolf harvest² indique l'inclusion d'une relation quadratique

Model	Parameters	AIC	ΔAIC _c	Model weight
Base + wolf harvest ²	11	729.88	0.00	0.53
Base + wolf harvest	10	730.18	0.29	0.99
Base	9	739.11	9.23	0.01

Une explication alternative pour les relations non linéaires entre le prélèvement de loups et la colonisation et l'extinction est que le prélèvement de loups (c'est-à-dire la chasse, le piégeage, les prélèvements basés sur les conflits) se produit souvent dans des zones où les loups sont abondants ou dans des zones de conflits répétés (par exemple, des zones où les loups recolonisateurs sont retirés de façon répétée en raison de conflits avec le bétail). Ainsi, le prélèvement est lié à l'abondance locale des loups à des niveaux de mortalité plus faibles, mais des niveaux de mortalité plus élevés réduisent la probabilité de colonisation tout en augmentant la probabilité d'extinction locale. Les relations entre des niveaux de prélèvement faibles à modérés (10-30%) et la colonisation (positive), l'extinction (négative) et l'occupation (positive) pourraient également s'expliquer par la capacité des loups à se redistribuer dans les cellules où des loups ont été prélevés l'hiver précédent, avant le début de nos enquêtes photographiques estivales. La possibilité pour les loups de se déplacer rapidement dans les

cellules voisines est mise en évidence par la relation négative que nous avons observée entre la proportion de cellules voisines occupées et la probabilité d'extinction.

Malgré les relations détectées entre la récolte et la colonisation et l'extinction, l'ajout de la récolte de loups n'a pas apporté d'amélioration significative par rapport au modèle de base, suggérant ainsi une influence moindre de la récolte par rapport à d'autres covariables. En outre, la plupart des covariables (par exemple, le couvert forestier, l'habitat du site de rendez-vous) dans nos sous-modèles initiaux d'occupation, de colonisation et d'extinction étaient stationnaires et ne variaient pas annuellement ; par conséquent, les prédictions du modèle au niveau de la cellule étaient généralement équivoques d'une année à l'autre.

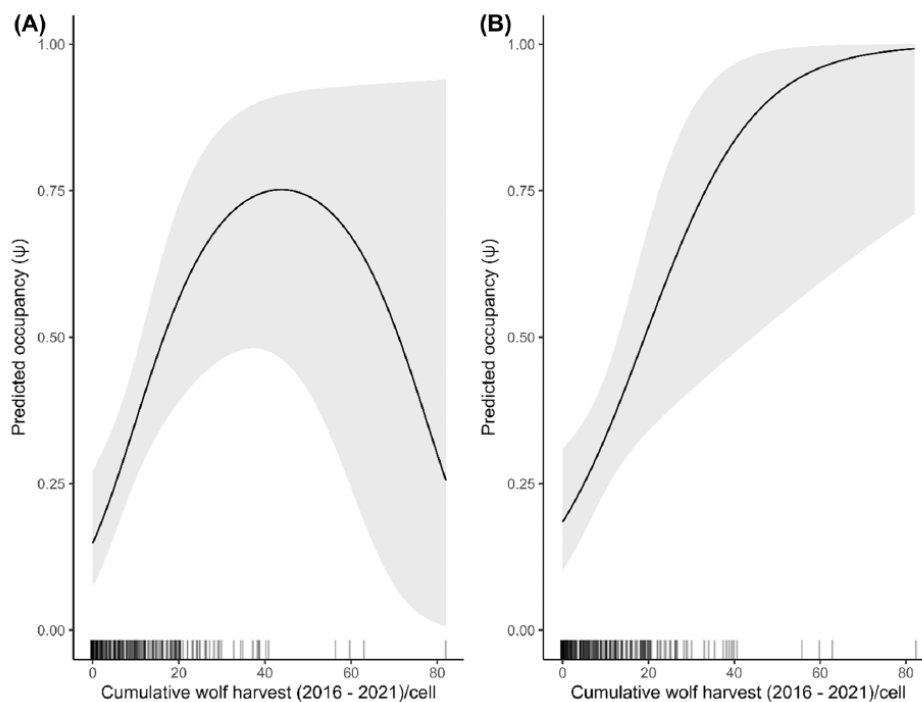


FIGURE 7. Effets partiels du prélèvement cumulé (2016-2021) de loups gris sur l'occupation (ψ_{2021}) estimés à partir des modèles d'occupation monosaisonniers les mieux étayés en utilisant des images de caméras sensibles au mouvement collectées dans l'Idaho (États-Unis) à l'été 2021. **A)** Modèle contenant une relation quadratique avec le prélèvement cumulé de loups, et **B)** modèle incluant une relation alinéaire avec le prélèvement cumulé de loups. Les zones ombrées représentent les intervalles de confiance à 95% et les marques de coche indiquent le prélèvement cumulé de loups spécifique à la cellule

Comme dans les études précédentes (Rich et al. 2013, Ausband et al. 2014, Bassing et al. 2019), il y avait une forte relation positive entre l'occupation des loups et la couverture forestière. La couverture forestière a été fortement soutenue dans les modèles initiaux d'occupation et de colonisation et est probablement indicative des zones de l'Idaho avec une productivité plus élevée et des proies plus abondantes, similaires aux relations observées en Ontario, Canada (Kittle et al. 2015). Les proies peuvent influencer l'utilisation de l'espace par les loups, ce qui correspond à la distribution et à la densité des loups ailleurs (Boitani 2003, Fuller et al. 2003, Sells et al. 2022). De même, les cellules d'étude avec une élévation moyenne plus élevée ont été positivement associées à l'occupation et négativement associées à l'extinction et peuvent représenter des zones de l'Idaho avec une plus grande abondance de proies préférées sur la zone d'été. Les images d'ongulés, cependant, n'ont pas été prises en compte dans les sous-modèles d'occupation initiale, de colonisation ou d'extinction, peut-

être parce qu'elles ne représentaient pas la densité d'ongulés de la cellule d'étude, mais plutôt de la zone locale entourant la caméra.

Nos covariables générées par la caméra pour les humains et le bétail ont obtenu peu de soutien de la part du modèle, et lorsqu'elles étaient soutenues, les relations étaient souvent contraires à nos attentes. Nous avons supposé que plus d'images de bétail seraient associées à une plus grande activité humaine qui découragerait l'activité des loups dans une zone. Comme pour les images d'ongulés, les images d'humains et de bétail peuvent ne pas être représentatives de l'abondance des humains et du bétail à l'échelle de la cellule, mais cela n'explique pas pourquoi les images de bétail sont positivement associées à l'occupation initiale et à la colonisation. La présence de bétail dans le champ de vision d'une caméra sur des parcelles de pâturage d'été peut ne pas être liée au niveau de présence humaine mais plutôt être positivement liée aux caractéristiques de l'habitat local qui étaient souhaitables comme fourrage pour le bétail et les ongulés sauvages et qui étaient des composants de l'habitat du site de rendez-vous d'été des loups (c.-à-d., zones humides et herbeuses avec une topographie minimale ; Ausband et al. 2010). En revanche, la colonisation a été négativement associée à l'abondance du bétail à l'échelle de la cellule, telle que dénombrée par les taux d'empoisonnement de l'UAM, ce qui correspond à nos attentes.

Nous avons également observé plusieurs associations **contre-intuitives** avec la probabilité de détection des loups. La probabilité de détection était négativement liée à la fréquence des images d'ongulés, contrairement à notre hypothèse selon laquelle un plus grand nombre d'images d'ongulés refléterait des zones riches en proies et donc utilisées plus fréquemment par les loups. L'inverse pourrait être vrai si les ongulés évitaient les zones communément utilisées par les loups. Nous avons également observé des relations négatives entre la probabilité de détection et la quantité de la cellule d'étude qui était l'habitat prédit du site de rendez-vous et la densité des routes à l'intérieur de la cellule d'étude. Ces relations pourraient refléter une utilisation concentrée (c'est-à-dire près des emplacements des caméras) de l'habitat du site de rendez-vous et des routes lorsqu'ils étaient rares dans une cellule, mais une utilisation dispersée lorsqu'une grande partie de l'habitat du site de rendez-vous et de nombreuses routes étaient présentes. Bien que les caméras sensibles au mouvement soient efficaces pour éliminer certains facteurs qui influencent généralement la probabilité de détection (c'est-à-dire l'heure de la journée, l'observateur et le jour de l'année), notre modèle a indiqué une variation annuelle de la probabilité de détection. Comme les caméras ont été installées aux mêmes endroits chaque année, la variation annuelle de la détection peut être liée à des changements dans l'abondance locale des loups ou dans l'utilisation de l'habitat (par exemple, des loups utilisant un site de rendez-vous différent à l'intérieur de la cellule).

Bien que l'occupation des loups à l'échelle de l'État n'ait pas changé de façon appréciable au cours de notre étude, cela ne signifie pas que la densité et l'abondance des loups soient également stationnaires (Stauffer et al. 2021). Nous avons considéré qu'une cellule d'étude était utilisée si une caméra capturait une seule image ou des milliers d'images de loups pendant chaque intervalle d'échantillonnage de 2 semaines ; ainsi, moins d'animaux pourraient conduire à la même probabilité d'occupation. Les chercheurs sur les meutes individuelles dans l'Idaho ont rapporté des déclin dans le recrutement, la taille des groupes et la densité depuis le début de l'exploitation (Ausband et al. 2015, 2017 ; Basing et al. 2020). Une synthèse de 38 études sur les loups par Adams et al. (2008) a indiqué que les taux de mortalité

d'origine humaine >29% peuvent être additifs pour les populations de loups. Compte tenu des taux de prélèvement estimés pour les saisons de chasse 2019-2020 (38%) et 2020-2021 (31%) (c.-à-d., numérateur = mortalité totale causée par l'homme documentée par l'IDFG pendant un an après chaque estimation d'abondance estivale, dénominateur = estimation d'abondance estivale basée sur les caméras ; Thompson et al. 2022), il est possible que le prélèvement ait réduit l'abondance des loups ou limité la croissance de la population de loups dans l'Idaho pendant cette étude. Bien que les estimations récentes de l'abondance, quelque peu limitées dans leur précision, n'indiquent pas une diminution significative de la taille de la population de loups (Thompson et al. 2022).

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

L'intérêt du public pour les grands carnivores est élevé et les gestionnaires de la faune sauvage ont besoin de techniques de suivi des populations fiables et rentables. Notre étude suggère que les caméras sensibles au mouvement peuvent être utilisées pour produire des mesures utiles aux gestionnaires afin d'évaluer les changements spatiaux et temporels dans l'occupation des loups à de grandes échelles spatiales. Nos analyses ont indiqué que, bien que l'exploitation ait pu influencer l'occupation des loups à des échelles locales, les loups étaient encore largement répartis dans l'Idaho.