

## Taille moyenne minimale des meutes de loups Ibériques

European Journal of Wildlife Research (2023) 69:58  
<https://doi.org/10.1007/s10344-023-01695-x>

RESEARCH



### Minimum average pack size in Iberian wolves

Luis Llana<sup>1</sup> · Víctor Sazatornil<sup>2</sup> · Emilio José García<sup>3</sup> · Vicente Palacios<sup>3</sup> · José Vicente López-Bao<sup>4</sup>

Received: 10 January 2023 / Revised: 15 May 2023 / Accepted: 18 May 2023  
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2023

### Résumé

Nous présentons des informations sur le nombre moyen minimum de loups par meute à la fin de l'été, dérivées des activités de terrain au cours des trois dernières décennies dans le nord-ouest de l'Espagne, et sur le nombre minimum moyen de loups voyageant ensemble en hiver dans les Monts Cantabriques. La taille moyenne minimale des portées observées entre août et octobre (lorsque les louveteaux sont âgés de 3 à 6 mois) était de 5,15 (IC 95% : 4,50-5,85) ; tandis que le nombre moyen minimal d'adultes/sous-adultes observés était de 3,85 (IC 95% : 3,30-4,45). Combinée, la taille moyenne minimale estimée des meutes à la fin de l'été était de 8,95 loups (IC 95% : 8,10-9,80). En hiver (décembre-mars), le nombre moyen de loups observés voyageant ensemble était de 3,44 (IC 95% : 3,23-3,68). Lorsque l'on utilise la taille minimale moyenne des meutes pour convertir les reproductions de loups en un nombre estimé de loups à la fin de l'été, il faut également tenir compte du nombre estimé de loups non liés à des meutes reproductrices qui, dans le nord de l'Espagne, a été estimé entre 16 et 25% du nombre total de loups à cette période de l'année.

### INTRODUCTION

L'estimation de la taille des populations est l'une des questions les plus controversées dans le domaine de la conservation et de l'écologie appliquée (Stephens et al. 2015). Cette question est particulièrement controversée dans le cas d'espèces charismatiques et **politisées**, comme les loups (*Canis lupus*), lorsqu'il s'agit d'informer les processus de prise de décision (Linnell et Boitani 2012 ; Darimont et al. 2018) et d'évaluer les engagements juridiques (Beyer et al. 2009 ; Epstein et al. 2016). Dans le cas du loup, la demande d'informations sur la taille de la population et les estimations des tendances est récurrente de la part de différents groupes d'intérêt (par exemple, les chasseurs, les agriculteurs, les défenseurs de l'environnement), ainsi que du grand public (Duchamp et al. 2012).

Différents efforts ont été réalisés au cours des dernières décennies pour améliorer l'estimation de différents paramètres de la population de loups, tels que le nombre de meutes reproductrices (par exemple, Mech et Boitani 2003 ; Liberg et al. 2012 ; Jiménez et al. 2016 ; Palacios et al. 2016 ; Åkesson et al. 2022). Les meutes sont souvent à la base des programmes de suivi des loups (par exemple, Ausband et al. 2010 ; Blanco et Cortés 2012 ; López-Bao et al. 2018 ; Åkesson et al. 2022), et peuvent rendre les estimations de la taille des populations de loups plus homogènes dans un contexte transfrontalier et régional ; ainsi que les estimations de population obtenues en combinant des approches non invasives de génétique

et de capture-recapture utilisant des procédures homogènes (par exemple, López-Bao et al. 2018 ; Bischof et al. 2020).

La surveillance des loups basée sur le nombre de meutes reproductrices est généralement axée sur la confirmation des reproductions par la détection des petits, que ce soit en été ou en hiver (juvéniles) (par exemple, en utilisant des séances de hurlements, le piégeage par caméra ou le suivi de la neige ; Harrington et Mech 1983 ; Linnell et al. 1998 ; Llaneza et al. 2005 ; Liberg et al. 2012 ; Palacios et al. 2016). Ceci inclut également différentes approches pour déduire les événements reproductifs et estimer le nombre de meutes reproductrices (e.g., Mitchell et al. 2008 ; Ausband et al. 2010 ; Llaneza et al. 2014 ; Jiménez et al. 2016), telles que l'utilisation du lien entre l'intensité du marquage territorial avec des marques territoriales (fèces et grattage du sol) et la probabilité qu'une meute donnée se soit reproduite dans une zone donnée (Llaneza et al. 2014).

Certains programmes de suivi combinent en outre l'estimation du nombre de meutes/reproductions avec l'estimation du nombre d'individus. En Europe, par exemple, outre le nombre de meutes, plusieurs estimations officielles de la population de loups sont rapportées en tant que nombre estimé d'individus, en utilisant différentes approches (Kaczensky et al. 2013). **En fonction de l'objectif de conservation ou de gestion, il peut parfois être nécessaire de convertir le nombre de meutes en un nombre estimé d'individus, en particulier dans les grandes populations.** Néanmoins, cette **conversion** reste un défi (e.g., Chapron et al. 2016) et, dans de nombreux cas, les données nécessaires pour calculer correctement les **facteurs de conversion** ne sont pas disponibles, comme le nombre moyen d'individus par meute (Boitani 2000 ; Fernández-Gil et al. 2020), la proportion d'individus dans une population n'appartenant pas à des meutes (Mech et Boitani 2003 ; López-Bao et al. 2018), ou des estimations robustes de la taille des populations, basées sur le nombre d'individus (e.g., en appliquant des approches de capture-recapture), en appliquant des approches de capture-recapture ; par exemple, López-Bao et al. 2018 ; Bischof et al. 2020).

Ici, nous fournissons des informations sur le nombre moyen minimum de loups par meute à la fin de l'été, dérivé des activités de terrain au cours des trois dernières décennies dans le nord-ouest de l'Espagne. Nous fournissons également des informations sur le nombre minimum moyen de loups voyageant ensemble en hiver dans les montagnes Cantabriques.

## METHODES

Nous avons compilé des informations sur le nombre minimum de loups observés ensemble dans une meute au cours d'activités de terrain en été et en hiver au cours des trois dernières décennies. Ces informations ont été recueillies à partir de différentes études de suivi des loups ( $n = 35$ ) menées dans le nord-ouest de l'Espagne, y compris dans les régions autonomes des Asturies, de Castille et Léon, de Cantabrie et de Galice.

En été, nous avons enregistré le nombre minimum de loups observés ensemble dans des meutes reproductrices. Les meutes reproductrices de loups ont été localisées sur la base de relevés de signes (excréments et griffures au sol), de séances de hurlements et d'observations directes (Llaneza et al. 2014 ; Jiménez et al. 2016). Une fois la tanière localisée et la présence des petits confirmée, nous avons effectué des observations sur le terrain à l'aide de jumelles

× 10 et de télescopes équipés d'un zoom × 20-60. Pour chaque observation, nous avons noté le nombre minimum de petits et d'adultes/sous-adultes (ci-après adultes pour plus de simplicité) observés en même temps. Les observations de fin d'été ont été réalisées entre août et octobre. En hiver, la surveillance de la neige a permis d'estimer le nombre minimum de loups se déplaçant ensemble grâce au comptage des traces sur la neige. Les observations hivernales ont été effectuées dans des zones où nous avons confirmé la présence d'un groupe de loups reproducteurs pendant l'été. La couverture neigeuse est rare et irrégulière dans le nord-ouest de l'Espagne, et sa persistance est courte à moyenne et basse altitude (Alonso-González et al. 2018), de sorte que ces études hivernales ont été réalisées une ou deux fois par meute et par an, uniquement lorsque les conditions d'enneigement étaient appropriées. Les enquêtes sur la neige hivernale ont été réalisées entre décembre et mars. Le nombre d'observateurs lors des enquêtes sur la neige variait entre 2 et 10 (moyenne de 4,3 ; SD = 1,7). Une fois les traces de loups détectées, nous les suivions jusqu'à ce que nous soyons sûrs du nombre d'individus voyageant ensemble (de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres). Toutes les détections positives, quel que soit le nombre d'individus observés, ont été prises en compte pour les analyses suivantes.

Nous avons calculé le nombre moyen minimum d'individus observés (louveteaux et adultes) à la fin de l'été, et la moyenne du nombre minimum de loups voyageant ensemble lors des études de suivi des loups sur la neige. Lorsque nous avons recueilli plus d'une observation positive par site de reproduction, ou par zone d'échantillonnage hivernal, et par année, nous avons considéré la valeur maximale obtenue à partir de toutes les observations pour les analyses ultérieures. Nous avons utilisé des procédures de bootstrapping dans R (R Core Team 2021) pour estimer des intervalles de confiance à 95%.

**Tableau 1.** Statistiques descriptives du nombre minimum de loups (louveteaux et adultes à la fin de l'été, tous les loups voyageant ensemble en hiver) observés lors des enquêtes de suivi des loups à la fin de l'été et en hiver dans le nord-ouest de l'Espagne

Monitoring time		Mean	SD	Min	Max	CI 95%	
Late summer (August – October)	Pups	5.15	1.56	1	9	4.50	5.85
	Adults	3.85	1.30	2	7	3.30	4.45
	Pups + Adults	8.95	1.98	4	12	8.10	9.80
Winter (December – March)	Wolves travelling together	3.44	1.23	2	9	3.23	3.68

## RESULTATS

Nous avons recueilli un total de 100 observations annuelles indépendantes d'adultes et de petits lors d'activités de surveillance estivale entre 1986 et 2021, provenant de 48 meutes différentes (nombre moyen d'observations par meute : 2,08, plage de 1 à 10 ; et nombre moyen de meutes étudiées par an : 2,77, maximum : 7). **Sur les sites de rendez-vous confirmés, des petits ont été observés dans 97% des cas, et des adultes dans 94% des cas.** La taille minimale moyenne des **portées** observées entre août et octobre (lorsque les petits sont âgés de 3 à 6 mois) est de **5,15** (IC 95% : 4,50-5,85 ; Tableau 1) ; tandis que le nombre minimal moyen d'adultes observés est de 3,85 (IC 95% : 3,30-4,45 ; Tableau 1). **Le nombre de petits observés n'est pas en corrélation avec le nombre d'adultes observés** ( $r_s = 0,09$ ,  $P = 0,375$ ). Combinée, la taille moyenne minimale estimée des **meutes** à la fin de l'été (août-octobre) était de **8,95** loups (IC 95% : 8,10-9,80 ; Tableau 1). En **hiver**, nous avons utilisé les informations de 110 relevés de neige positifs effectués entre 1993 et 2019 (nombre moyen

de meutes étudiées par an : 4,07, maximum : 11). Le nombre moyen de loups observés voyageant ensemble était de 3,44 (IC95% : 3,23-3,68 ; Tableau 1).

## DISCUSSION

La meute est l'unité de reproduction dans les populations de loups (Mech et Boitani 2003), et les événements de reproduction ont été utilisés dans plusieurs programmes de suivi pour évaluer le statut et la tendance des populations de loups (e.g., Mitchell et al. 2008 ; Jiménez et al. 2016 ; Åkensson et al. 2022). Les simulations ont donné un facteur de conversion du nombre de meutes au nombre de reproductions en décembre autour de 1,0 (IC 95 % = 0,93-1,12) en Scandinavie (Chapron et al. 2016 ; voir aussi Åkensson et al. 2022). En Amérique du Nord et dans plusieurs pays du nord de l'Europe, les reproductions de loups et la taille des meutes sont estimées pendant la saison hivernale au moyen du suivi de la neige (par exemple, Fuller et al. 1992 ; Wabakken et al. 2001 ; Liberg et al. 2012 ; Åkensson et al. 2022). Dans la péninsule Ibérique et dans d'autres pays méditerranéens, cependant, le suivi de la neige à grande échelle n'est pas une approche réalisable pour estimer le statut et la tendance des populations de loups, en raison de l'irrégularité des conditions d'enneigement (Blanco et Cortés, 2012). Dans ces scénarios, cette technique a permis, dans le meilleur des cas, d'obtenir des informations sur le nombre minimum de loups voyageant ensemble pendant l'hiver (fréquemment, les conditions d'enneigement appropriées ne couvrent même pas l'ensemble des territoires de loups). A cet égard, des recherches antérieures mettent en garde contre la relation entre la taille et la cohésion de la meute (Benson et Patterson 2015), qui mérite d'être étudiée plus en détail dans des contextes différents. De plus, les conditions d'enneigement pour le suivi des loups dans des régions comme le nord-ouest de l'Espagne devraient se dégrader avec le changement climatique actuel (Ortega et Morales 2015 ; Alonso-González et al. 2018).

Malgré plusieurs activités de suivi des loups à différentes échelles (contexte national, régional et local), les données disponibles sur la taille des meutes de loups dans la péninsule Ibérique sont encore limitées (Barrientos 2000 ; Campos 2018 ; Fernández-Gil et al. 2020 ; Nakamura et al. 2021). Notre ensemble de données, basé sur des activités de suivi des loups à long terme, contribue aux informations disponibles sur la taille moyenne minimale des meutes en fin d'été chez les loups Ibériques. Différentes études menées en Europe ont estimé des tailles de portées allant de 1 à 11 petits (Boitani 2000). Par exemple, en Pologne, la taille moyenne des portées varie de 1,9 à 6,2 petits (Jedrzejewska et al. 1996 ; Nowak et al. 2008 ; Nowak et Myslajek 2016) ; et un nombre moyen de 6,1 petits a été rapporté en Biélorussie (Sidorovich et al. 2007), de 2,4 à 3,6 en Italie (Boitani et Ciucci 1995 ; Apollonio et al. 2004 ; Caniglia et al. 2014), et une taille moyenne de portée de 3,5 petits dans le nord du Portugal (Campos 2018). En Amérique du Nord, plusieurs études ont rapporté une taille de portée moyenne d'environ 5 petits par meute (par exemple, Fritts et Mech 1981 ; Pletscher et al. 1997 ; Fuller et al. 2003 ; Webb et al. 2011). Nos estimations (une moyenne de 5,15, IC 95% : 4,50-5,85 ; Tableau 1) sont un peu plus basses que les chiffres rapportés par Ferreras-Colino et al. (2021) en Espagne, qui ont estimé la taille des portées de loups au moment de la mise bas (vers le mois de mai, en utilisant le nombre de fœtus et de cicatrices placentaires) entre 5,54 et 6,00 louveteaux. Cette différence pourrait suggérer une mortalité précoce chez les louveteaux au cours de leurs 3 premiers mois de vie.

La taille moyenne minimale estimée des meutes à la fin de l'été (8,95, intervalle 8,10-9,80) était plus élevée que celle rapportée dans d'autres pays Européens. Par exemple, en Pologne, Nowak et al. (2008) ont rapporté des valeurs de taille de meute d'environ 4,7 loups (fin de l'été). En Bulgarie, Genov et al. (2010) ont montré des valeurs de 4,7 loups (été-automne). Dans les montagnes des Apennins (Italie), Apollonio et al. (2004) ont montré une taille moyenne des meutes d'environ 4,4 (été). Dans les paysages agricoles de Castilla y León, des études antérieures ont rapporté une taille moyenne de meute de 8,31 loups en été, soit le nombre moyen d'individus : 4,7 petits et 3,6 adultes par meute (Barrientos 2000). De même, Fernández-Gil et al. (2020) ont rapporté dans la même zone une moyenne de 3,1 loups adultes et 4,0 louveteaux en été. Une taille moyenne de meute allant de 6,2 à 6,9 loups a été rapportée dans le nord du Portugal (Campos 2018 ; Nakamura et al. 2021). Nous avons supposé que la probabilité que les petits répondent aux hurlements simulés était similaire, quel que soit le nombre d'adultes/sous-adultes appartenant aux meutes, et que toutes les portées observées correspondaient à une seule femelle reproductrice, car nous n'avons pas pu évaluer l'existence d'événements de femelles reproductrices multiples par meute dans notre échantillon (par exemple, Ausband 2018 ; Rio-Maior et al. 2018). L'influence de la période considérée dans les études (mois de suivi) en été-automne, de la taille de la meute sur la probabilité que les petits répondent aux hurlements simulés, et des méthodes et critères utilisés pour estimer le nombre de petits (par exemple, estimations dérivées des hurlements par rapport aux observations directes - certaines approches des hurlements peuvent sous-estimer le nombre de petits -, par exemple, Apollonio et al. 2004 ; Palacios et al. 2017 ; Campos 2018) lors de la communication et de la comparaison des estimations de la taille de la meute mérite une attention plus soutenue. Par exemple, les auditeurs sous-estiment le nombre de loups hurlant dans les grandes meutes (Palacios et al. 2017). Néanmoins, les valeurs rapportées ici doivent être considérées comme des estimations minimales du nombre moyen de loups (louveteaux et adultes) par meute reproductrice à la fin de l'été, car lorsque nous avons observé des adultes et des louveteaux sur les sites de rendez-vous, nous ne pouvons pas garantir que nous observions tous les membres de la meute en même temps, puisque les loups peuvent également revenir fréquemment seuls dans les zones de dénombrement (par exemple, Mech et Merrill 1998).

Le suivi des loups en Amérique du Nord et dans certains pays d'Europe a été principalement basé sur des estimations hivernales. Les valeurs moyennes hivernales ont varié de 3,1 à 11,5 loups par meute en Amérique du Nord (voir, par exemple, Fuller et al. 2003), et de 2,6 à 6,0 en Europe (par exemple, Smietana et Wajda 1997 ; Wabakken et al. 2001 ; Apollonio et al. 2004 ; Nowak et al. 2008 ; Genov et al. 2010 ; Liberg et al. 2012). Dans notre cas, le nombre moyen de loups observés voyageant ensemble en hiver était de 3,44 (IC 95% : 3,23-3,68 ; Tableau 1). Plusieurs inconvénients peuvent être soulignés lorsqu'on suppose que le nombre de loups voyageant ensemble en hiver représente la taille de la meute dans tous les contextes, indépendamment de l'influence des conditions d'enneigement ou d'autres facteurs moteurs sur les groupes de loups en quête de nourriture et sur la cohésion de la meute. Dans notre contexte, la couverture neigeuse est rare et irrégulière, et sa persistance est courte dans les moyennes et basses altitudes. Dans les régions où la neige est épaisse, il a été suggéré que les loups se déplacent plus souvent ensemble pendant l'hiver parce qu'il est plus efficace de se déplacer en file indienne au sein d'un groupe (Mech 1966). L'épaisseur de la neige ainsi que le type de proie (par exemple, tuer de grands ongulés sauvages) semblent être associés à de plus grands groupes de loups en quête de nourriture en hiver (Fuller 1991 ; MacNulty et al.

2014 ; Barber-Meyer et Mech 2015 ; Nordli et al. 2023) ; puisque les grandes meutes, par exemple, ont plus de succès dans la capture de proies plus grandes (Fuller et al. 2003 ; MacNulty et al. 2014). Cependant, non seulement les loups sont d'importants charognards facultatifs dans notre contexte et ailleurs (Llaneza et López-Bao 2015 ; Planella et al. 2016 ; Mateo-Tomás et al. 2019 ; Mohammadi et al. 2019 ; Ciucci et al. 2020), mais ils dépendent aussi largement du bétail ou des ongulés sauvages de taille moyenne ici (par exemple, Llaneza et al. 1996 ; Barja 2009 ; López-Bao et al. 2013 ; Llaneza et López-Bao 2015 ; Planella et al. 2016). Par exemple, Ciucci et al (2020) ont révélé, dans le centre de l'Italie, une forte proportion d'événements de charognage pendant l'hiver, plutôt que de tuer des proies (la majorité des carcasses de charognage étaient du bétail).

Des activités récentes de suivi de loups équipés de colliers GPS dans le nord de l'Espagne (Parc national des Pics d'Europe ; García et al. 2014) illustrent le fait que les loups d'une même meute dans notre contexte sont moins souvent ensemble qu'on ne le pensait en hiver.

En analysant les localisations GPS simultanées, 74% des localisations GPS simultanées disponibles de ces deux loups étaient séparées de plus de 500 m ( $n = 1\ 183$  localisations GPS simultanées enregistrées toutes les deux heures ; voir Barber-Meyer et Mech 2015 pour une comparaison, où le **taux d'association** moyen pour les dyades parents/progéniture en janvier était de 91%). Bien que la **cohésion** de la meute puisse être plus élevée dans d'autres contextes en hiver, et que les loups se déplacent généralement en meute pendant cette période (Mech 1970 ; Barber-Meyer et Mech 2015 ; Benson et Patterson 2015), toutes ces considérations et observations suggèrent la prudence quant aux estimations de la taille de la meute en hiver basées sur le suivi de la neige dans notre contexte, ce qui mérite un examen plus approfondi. Des conditions d'enneigement irrégulières (ou un manque total de neige) et un accès différent aux charognes et aux petites proies peuvent influencer la cohésion de la meute dans notre contexte et dans des scénarios similaires.

En Espagne, le suivi des loups est traditionnellement basé sur l'estimation du nombre de meutes reproductrices (e.g., Llaneza et al. 2014 ; Jimenez et al. 2016). Pour les situations où il serait nécessaire d'estimer un nombre approximatif d'individus à la fin de l'été, entre août et octobre, nous suggérons d'utiliser un **facteur de conversion** du nombre de meutes reproductrices basé sur la taille moyenne minimale estimée des meutes de 8,95 loups (IC 95% : 8,10-9,80). Pour les estimations hivernales, non comparables à notre cas, Chapron et al. (2016) ont estimé un **facteur de conversion** de 8,0 (IC 95% : 6,62 - 10,07) en décembre pour la Scandinavie, afin de convertir le nombre de reproductions en nombre de loups. De plus, même en utilisant la taille moyenne minimale des meutes pour convertir les reproductions de loups en un nombre estimé de loups à la fin de l'été, ces estimations n'incluent pas la proportion de loups non intégrés dans les meutes (Mech et Boitani 2003 ; López-Bao et al. 2018). Par conséquent, nous suggérons également d'ajouter un nombre estimé de loups non liés à des meutes qui, dans le nord de l'Espagne, a été estimé entre 16 et 25% du nombre total de loups considérés dans une zone donnée (López-Bao et al. 2018). Ces chiffres sont similaires aux estimations obtenues lors du suivi des loups en hiver dans d'autres zones d'étude à travers l'aire de répartition des loups (par ex, de 7 à 20% dans les populations de loups d'Amérique du Nord (Mech et Boitani 2003).