

# Plus près de la capacité de charge : Analyse de la structure démographique interne associée à la gestion et à la dépendance à la densité d'une population contrôlée de loups en Lettonie



Article

## Closer to Carrying Capacity: Analysis of the Internal Demographic Structure Associated with the Management and Density Dependence of a Controlled Wolf Population in Latvia

Jurģis Šuba , Agrita Žunna , Guna Bagrade, Gundega Done, Mārtiņš Lūkins, Aivars Ornicāns, Digna Pilāte, Alda Stepanova and Jānis Ozoliņš 

Latvian State Forest Research Institute Silava, Rigas Street 111, LV-2169 Salaspils, Latvia; agrita.zunna@silava.lv (A.Ž.); guna.bagrade@silava.lv (G.B.); gundega.done@silava.lv (G.D.); martins.lukins@silava.lv (M.L.); aivars.ornicans@silava.lv (A.O.); digna.pilate@silava.lv (D.P.); alda.stepanova@silava.lv (A.S.); janis.ozolins@silava.lv (J.O.)

\* Correspondence: jurgis.suba@silava.lv; Tel.: +371-2936-1851

Sustainability 2021, 13, 9783. <https://doi.org/10.3390/su13179783>

<https://www.mdpi.com/journal/sustainability>

### Résumé

Les grands carnivores sont des éléments essentiels des écosystèmes naturels. Dans les zones peuplées, leur conservation dépend de la préservation d'un statut favorable dans la coexistence avec les humains, ce qui peut nécessiter l'élimination des carnivores en surnombre afin de minimiser les inquiétudes du public. La région de la Baltique abritant actuellement une population de loups prospère, la gestion durable des loups au niveau local est importante pour la préservation de la biodiversité à l'échelle Européenne. Dans cet article, nous présentons une évaluation dynamique de la sous-population de loups de Lettonie de 1998 à 2020. Cette étude est basée sur la composition par âge et les données de fécondité provenant d'inspections de dents, d'utérus et d'ovaires obtenues à partir d'échantillons d'individus abattus légalement ou tués accidentellement. Les estimations d'abondance indiquent une croissance de la population supérieure à la capacité de charge précédemment prévue. La proportion de juvéniles parmi les individus abattus a augmenté au cours des dernières années, mais l'âge moyen des adultes abattus a montré une tendance stable. Dans le cadre d'une chasse vraisemblablement non sélective, les juvéniles et les individus âgés de plus de 3 ans présentaient des estimations de mortalité par abattage plus élevées que les autres classes d'âge, et les taux d'abattage des femelles adultes de classes d'âge particulières étaient plus élevés que ceux des mâles du même âge. Tout en créant une pression de chasse importante, la gestion des loups en Lettonie peut avoir contribué à la croissance de la population en affectant ses processus démographiques.

### 1. INTRODUCTION

Dans les paysages modernes dominés par l'homme, où les grands carnivores coexistent avec l'homme dans une proximité relative, leur conservation future en tant qu'éléments clés de la faune sauvage dépend du partage du même paysage, ce qui nécessite la compréhension du public et une participation favorable en termes de gestion durable, de législation protectrice et de prévention des dommages ou de compensation [1-4]. Historiquement, les loups gris

(*Canis lupus* L., 1758), considérés comme des concurrents pour le gibier, des nuisibles pour l'élevage du bétail et des menaces pour la sécurité publique, ont été persécutés et même éradiqués localement dans toute l'Europe et l'Amérique du Nord. Cependant, leur recolonisation dans des zones anciennement habitées et la croissance de leur population ont été obtenues grâce à des efforts de conservation tels que la protection légale favorisant le rétablissement des populations naturelles et parfois la translocation délibérée d'individus [5-12]. Dans le même temps, des conflits avec des intérêts humains sont apparus ou se sont intensifiés [13-16], ce qui pose de sérieux problèmes aux yeux du grand public pour la protection de cette espèce et la conservation de la faune sauvage en général [17]. Aujourd'hui, les loups sont chassés principalement pour réduire les menaces réelles ou perçues pour la sécurité humaine et l'industrie de l'élevage, pour préserver les espèces de gibier sauvage ou pour contrôler la propagation des maladies. Les attitudes et les perceptions humaines peuvent avoir un effet considérable sur l'intensité de la persécution des loups [18,19], et les raisons de la chasse au loup ne sont pas toujours suffisamment justifiées dans le cadre d'une gestion durable des espèces.

La population de loups gris dite Baltique, composée d'environ 3600 individus et habitant les territoires de l'Estonie, de la Lettonie, de la Lituanie, de la Biélorussie, du nord-est de la Pologne, du nord de l'Ukraine et des régions occidentales de la Fédération de Russie, est considérée comme l'une des populations de loups les plus viables d'Europe [17, 20, 21]. Dans des études précédentes, les capacités de charge des sous-populations de loups de Lettonie et de Lituanie ont été estimées [22, 23]. Selon ces études, la capacité de charge évaluée pour les loups en Lettonie se situait entre 1 066 et 1 092 individus [22]. En Lettonie, malgré des persécutions plus ou moins importantes, l'espèce n'a jamais été totalement exterminée, contrairement à d'autres régions d'Europe, bien que le nombre de loups ait été réduit au bord de l'extinction à deux reprises : avant la Seconde Guerre mondiale, puis dans les années 1960 [24, 25]. Avant que la Lettonie ne devienne un État membre de l'Union Européenne en 2004, les loups en Lettonie étaient légalement chassés ou abattus tout au long de l'année. Après l'adhésion à l'UE, une période de fermeture et un quota annuel d'abattage ont été introduits conformément à la directive « Habitat » du Conseil Européen [26]. Le plan de gestion de l'espèce [25] ne prescrit aucune taille cible pour l'abondance des loups en Lettonie. Par conséquent, l'objectif est de maintenir un statut favorable selon les critères établis par la Directive Habitat de l'UE, y compris la viabilité de l'espèce dans son habitat naturel, l'aire de distribution non décroissante et la disponibilité des habitats [17, 21, 26]. Pour garantir un état favorable de la population et la conservation de l'espèce, en particulier dans les cas où un prélèvement limité est autorisé, le système de gestion de la population doit être adapté à tout changement de l'état de la population.

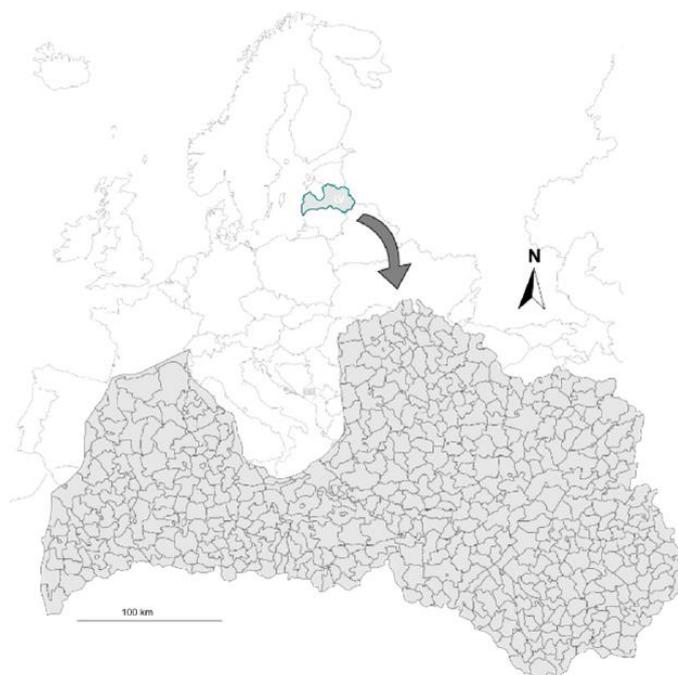
Les connaissances sur l'abondance, la structure démographique et la reproduction devraient guider les actions futures de gestion des populations de loups [27]. De telles informations sont pertinentes tant au niveau local qu'international si des populations d'espèces protégées vivent dans des zones partagées par plusieurs États [4, 17, 28]. L'objectif de cet article était donc de fournir une évaluation dynamique de la sous-population de loups de Lettonie au cours des deux dernières décennies. Nous avons basé l'analyse sur nos données les plus fiables concernant la structure démographique et la fécondité des femelles, obtenues à partir de carcasses inspectées de loups abattus. Les estimations de l'abondance des loups ont été analysées en fonction de la capacité de charge précédemment déterminée, en cherchant à

savoir si les tendances découvertes, telles que la stabilisation de l'abondance ou les changements dans les paramètres de reproduction, étaient associées à des effets négatifs de la dépendance à la densité, étant donné que la sous-population de loups peut avoir atteint ses limites temporelles, déterminées par une combinaison de facteurs écologiques et socio-économiques. Pour évaluer l'impact de l'abattage, nous avons également étudié les différences potentielles dans les taux d'exploitation des différents groupes de sexe et d'âge.

## 2. METHODE

### 2.1. Zone d'étude et pratiques d'abattage

L'étude a été menée là où l'abattage des loups a lieu sur l'ensemble du territoire de la Lettonie, qui occupe  $\sim 64.600 \text{ km}^2$  le long de la côte orientale de la mer Baltique (Figure 1). 1,9 million d'habitants y vivent, et la densité moyenne est de 31 personnes par  $\text{km}^2$  [29]. Environ 1,8% de la population possède un permis de chasse, et la chasse récréative est pratiquée régulièrement sur environ 80% de la couverture terrestre. Environ 50% de la région est couverte de forêts, en particulier de forêts boréales mixtes dominées par le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'épicéa commun (*Picea abies*) et le bouleau (*Betula* spp.).

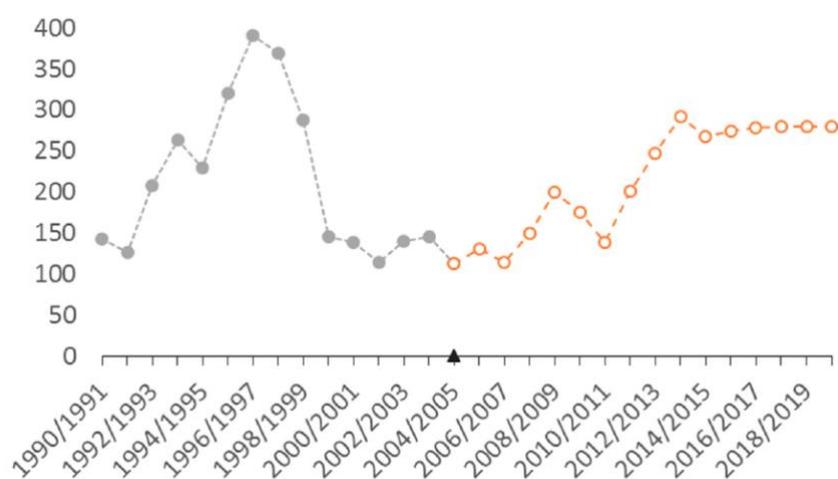


**Figure 1.** Localisation de la zone d'étude

Jusqu'en 1999, l'État payait une prime pour chaque loup tué, indépendamment de son sexe ou de son âge. Parfois, des recherches de tanières avec des petits étaient effectuées, et des portées entières étaient détruites. Les rapports sur les animaux abattus étaient donc présumés exacts. Pendant ce temps, l'échantillonnage des carcasses était très opportuniste et relativement rare parce qu'on demandait aux chasseurs de fournir du matériel volontairement ; cependant, le soutien à l'initiative de recherche était faible. En 2004, une saison de chasse fermée du 1<sup>er</sup> avril au 14 juillet a été introduite et un quota annuel pour les loups a été établi en Lettonie pour la première fois. Ce quota a été négocié entre des experts en conservation des espèces, l'autorité de surveillance du gibier (c'est-à-dire le service forestier national) et des représentants d'associations de chasseurs. Il a été fixé annuellement

pour l'ensemble du pays sur la base de l'évolution de la population, du nombre d'individus abattus au cours de la saison précédente et de la déprédation du bétail. Cette réglementation a incité les chasseurs à déclarer les loups chassés et à collaborer au programme de recherche, car la connaissance de l'état de la population est une condition préalable à l'abattage et permet de fixer le quota pour la saison suivante. À titre d'illustration, le nombre de loups abattus par saison de chasse en Lettonie au cours de trois décennies est indiqué dans la Figure 2.

Les méthodes de chasse au loup en Lettonie n'ont pas été affectées autant par les différentes politiques que par les traditions des chasseurs. En hiver, la principale méthode de chasse consiste à traquer les loups dans la neige fraîche afin d'encercler la meute dans son lieu de repos et de la conduire ensuite vers les tireurs. Parfois, on utilise une ligne d'arôme (c'est-à-dire une corde avec des petits drapeaux à la hauteur de la tête des animaux) pour minimiser les fuites de loups de l'endroit encerclé. En période d'absence de neige, les loups sont découverts grâce à des simulations de hurlements et attirés vers un chasseur. Cependant, plus de la moitié des loups abattus sont capturés accidentellement lors de la chasse à d'autres gibiers. L'abattage des loups n'est pas intentionnellement sélectif en fonction de la taille ou de l'apparence des animaux.



**Figure 2.** Nombre de loups abattus par saison de chasse en Lettonie (données SFS [30]). Des marqueurs et des couleurs différents correspondent à des périodes de gestion différentes (voir détails dans le texte) ; le point de transition est marqué par un triangle.

## 2.2. Collecte d'échantillons

Les carcasses de loups chassés légalement ou tués accidentellement (principalement lors de collisions avec des véhicules) entre 1998 et 2020 étaient disponibles pour investigation sur demande. En raison de contraintes de temps et de logistique, 20 à 70% des individus abattus ont été examinés chaque année. Ces enquêtes sur les loups abattus ont fourni du matériel dentaire pour la détermination de l'âge ( $n = 1822$ ) et des échantillons d'utérus et d'ovaires de femelles adultes ( $n = 206$ ) pour déterminer le nombre de marques d'attaches placentaires ou d'embryons et la présence de corps jaunes, qui ont été utilisés comme indicateurs de la taille de la portée prénatale et de la confirmation d'une grossesse antérieure.

Les techniques décrites par Klevezal [31] et Kirkpatrick [32] ont été utilisées pour préparer les échantillons de dents et examiner les organes reproducteurs féminins, respectivement.

L'âge a été déterminé en comptant les lignes d'incrémentation du ciment dans la racine d'une canine extraite. Un échantillon pour l'inspection microscopique a été préparé en sciant une pointe de 1,5 cm de long de la racine de la canine. La fécondité des femelles a été évaluée en comptant les marques d'attachement placentaire antérieur et les embryons dans les échantillons d'utérus obtenus de mars à décembre. Pour les échantillons obtenus en janvier et février (c'est-à-dire pendant la période de rut des loups), la gestation antérieure a été déterminée en fonction de la présence ou de l'absence de corps jaunes dans les échantillons d'ovaires, mais ces échantillons ont été exclus de l'analyse de la fécondité car ni le nombre d'attaches placentaires ni le nombre d'embryons fraîchement implantés n'ont pu être distingués.

Les données utilisées dans cette étude figurent à l'Annexe A (Tableaux A1 et A2). Pour améliorer la représentativité des échantillons jusqu'à une taille d'au moins 20, les données sur la fécondité et les taux de reproduction de trois et, dans un cas, de quatre années consécutives ont été regroupées (par exemple, 1998-2001 (4 ans) ou 2002-2004 (3 ans)).

### **2.3. Estimation de l'abondance et de l'impact de l'abattage**

Le SFS effectue un suivi local de certaines espèces protégées au niveau international, dont les loups. L'abondance du gibier est estimée à la clôture de la saison de chasse, et ces estimations sont accessibles au public sur le site Internet du SFS [30]. Pour les loups, ces estimations peuvent être attribuées à l'abondance après la récolte et à l'abondance avant la reproduction. Dans cette étude, nous nous sommes également référés à la capacité de charge précédemment déterminée pour les loups en Lettonie, qui a été calculée en utilisant les données d'abondance et de prélèvement du SFS de 1958 à 2004 [22]. Cependant, le niveau officiel d'abondance des loups en Lettonie est susceptible d'être surestimé [25]. Par exemple, les domaines vitaux de loups sont susceptibles d'englober plusieurs districts de chasse adjacents, pour lesquels des estimations distinctes de l'abondance du gibier sont fournies. Par conséquent, les membres d'une même meute peuvent avoir été comptabilisés plus d'une fois. Par conséquent, nous avons utilisé l'estimation de l'abondance des loups de l'SFS comme estimation maximale de l'abondance.

Pour fournir des estimations plus réalistes de l'abondance des loups, trois facteurs ont été pris en compte :

- (1) Malgré les efforts croissants de surveillance non invasive déployés par le SFS, les données relatives aux prélèvements sont actuellement les seules informations solides et comparables sur la population de loups. Ni les enquêtes sur les tanières à l'échelle du pays, ni les comptages des meutes et de leur taille n'ont été effectués régulièrement.
- (2) En raison d'un quota considérablement élevé, le prélèvement est considéré comme la principale source de mortalité des loups. La mortalité naturelle des loups dans les différentes classes d'âge en Lettonie n'est pas connue, mais on pense qu'elle est considérablement plus faible que (et peut-être partiellement compensée par) la mortalité due aux prélèvements [33].
- (3) Le manque de données fiables sur les efforts de chasse locaux (par exemple, la durée et le nombre de chasseurs impliqués) empêche d'utiliser des méthodes d'estimation de la population basées sur les prélèvements qui intègrent les prises par unité d'effort.

Compte tenu des facteurs précédents, les méthodes de reconstitution de la population structurée par âge [34-38], résumées et démontrées par Skalski et al [39], ont été envisagées.

Cependant, en raison du manque actuel de données fiables sur la mortalité naturelle locale par âge, nous avons limité notre analyse de la population virtuelle (APV) à la fourniture d'estimations d'abondance minimales, évaluant la partie de la population qui a finalement été récoltée. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R [40], à l'exception de l'APV, qui a été réalisée à l'aide d'une feuille de calcul (Microsoft Excel 2013).

Une matrice structurée par âge  $H = (\hat{h}_{ij} \pm \Delta h_{ij})$  a été compilée comme suit et utilisée pour les calculs ultérieurs :

$$\hat{h}_{ij} = \frac{s_{ij}h_i}{\sum_{j=1}^J s_{ij}} = \frac{s_{ij}h_i}{s_i}, \quad (1)$$

où  $\hat{h}_{ij}$  est le nombre estimé d'individus prélevés au cours de la  $i$ -ième saison de chasse de la  $j$ -ième classe d'âge (par la suite, les lettres majuscules  $I$  et  $J$  désignent respectivement la dernière saison de chasse représentée et la classe d'âge maximale),  $s_{ij}$  est le nombre d'individus échantillonnés, et  $h_i$  et  $s_i$  sont les nombres totaux d'individus prélevés et échantillonnés au cours de la  $i$ -ième saison de chasse, respectivement. En tenant compte du fait que l'échantillonnage a été effectué sans remplacement, l'incertitude dans le prélèvement estimé par âge  $\Delta h_{ij}$  a été calculée comme suit :

$$\Delta h_{ij} = \begin{cases} t_{\alpha, s_i-1} \frac{h_i}{s_i} \sqrt{\frac{(s_i s_{ij} - s_{ij}^2)(h_i - s_i)}{s_i(h_i - 1)}}, & s_{ij} > 0 \\ t_{\alpha, s_i-1} \frac{h_i}{s_i+2} \sqrt{\frac{(s_i+1)(h_i - s_i)}{(s_i+3)(h_i - 1)}}, & s_{ij} = 0 \end{cases}, \quad (2)$$

où  $t_{\alpha, s_i-1}$  est la statistique  $t$  à un niveau de confiance de  $\alpha = 0,95$  et  $s_i - 1$  degrés de liberté. Les estimations de l'abondance minimale de la cohorte ( $\hat{N}_{ij}$ ) ont ensuite été rétrocalculées à l'aide de l'équation suivante et contenues dans la matrice  $N = (\hat{N}_{ij} \pm \Delta N_{ij})$ :

$$\hat{N}_{ij} = \begin{cases} \sum_{k=0}^{\min(I-i, J-j)} \hat{h}_{i+k, j+k} & \begin{matrix} i < I \\ \max(j+k) = J \end{matrix} \\ \sum_{k=0}^{I-i-1} \hat{h}_{i+k, j+k} + \frac{\hat{h}_{i, j+k+1}}{\hat{E}_{j+k+1}} & \begin{matrix} i < I \\ \max(j+k+1) < J \end{matrix} \\ \frac{\hat{h}_{ij}}{\hat{E}_j} & i=I \end{cases}, \quad (3)$$

où  $\hat{E}_j$  est le taux moyen estimé d'exploitation ou de mortalité par capture pour la  $j$ -ème classe d'âge, calculé à partir des données de capture et des estimations d'abondance des cohortes qui ont traversé la matrice des âges à la capture et atteint la classe d'âge maximale :

$$\hat{E}_j = \frac{\sum_i \hat{h}_{ij}}{\sum_i \hat{N}_{ij}}. \quad (4)$$

L'incertitude dans les estimations d'abondance  $\Delta N_{ij}$  a été calculée selon les principes de la propagation de l'erreur, en prenant en compte les valeurs  $\Delta h_{ij}$  et en estimant la variance attendue dans  $\hat{E}_j$  en la traitant comme une proportion (c'est-à-dire  $\text{Var}(\hat{E}_j) = \hat{E}_j (1 - \hat{E}_j)$ ). L'abondance minimale de loups de la  $i$ -ième saison de chasse  $N_i$  a été calculée comme suit à partir de la matrice  $N$  :

$$\hat{N}_i = \sum_{j=1}^J \hat{N}_{ij}. \quad (5)$$

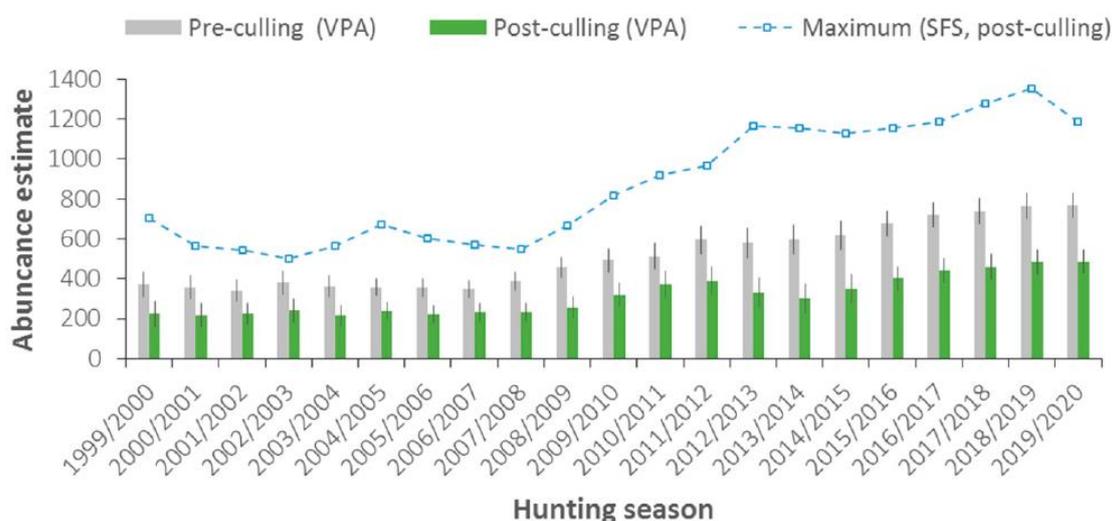
Afin d'évaluer l'impact de l'abattage en fonction du sexe et de l'âge et de prévoir le nombre annuel minimum de descendants pour l'ensemble de la sous-population, des estimations distinctes de l'abondance des cohortes ont également été calculées pour les mâles et les femelles. Les nombres estimés de mâles et de femelles dans des classes d'âge particulières ont ensuite été utilisés dans les calculs pertinents.

Le taux d'exploitation peut être considéré comme un rapport entre le nombre d'individus d'un groupe particulier qui sont récoltés au stade focal et le nombre total d'individus de ce groupe, y compris ceux qui évitent l'abattage au stade focal mais sont récoltés à des stades ultérieurs. L'impact de l'abattage a donc été analysé en comparant les taux d'exploitation par sexe et par âge.

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Abondance et dynamique des populations

Les estimations de l'abondance des loups par le SFS et notre analyse de la population virtuelle ont démontré une tendance à l'augmentation de la dynamique de la population de loups au cours des deux dernières décennies (Figure 3). Les estimations post-récolte et pré-reproduction du SFS indiquent une augmentation de 703 individus en 1999 à 1185 individus en 2019. Nos estimations VPA de l'abondance minimale des loups pour la même période ont augmenté de  $372 \pm 63$  à  $767 \pm 61$  individus (ou de  $226 \pm 63$  à  $487 \pm 61$ , en excluant les individus récoltés). Les résultats des deux méthodes étaient corrélés dans le temps (corrélacion produit-moment de Pearson,  $r = 0,9557$ ,  $t = 14,157$ ,  $df = 19$ ,  $p < 0,001$ ).



**Figure 3.** Estimations de l'abondance des loups et nombre d'individus prélevés en Lettonie de 1999/2000 à 2019/2020. L'abondance minimale (avec des intervalles de confiance à 95% indiqués par des moustaches) a été estimée selon l'analyse virtuelle de la population (VPA), tandis que les estimations du Service national des forêts [30] ont été utilisées comme estimations maximales après la récolte et avant la reproduction

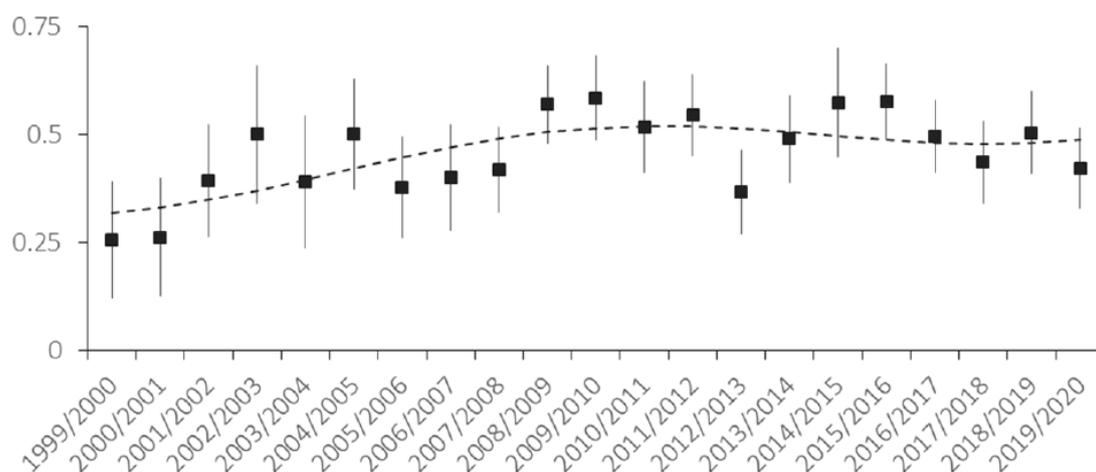
Les estimations d'abondance du SFS suggèrent trois étapes dans la dynamique de la population de loups en Lettonie au cours de la période étudiée (Figure 3), à savoir (1) une stabilité relative (1999/2000-2008/2009), (2) une augmentation (2009/2010-2012/2013), et (3) une stabilité relative (2013/2014-2019/2020). La capacité de charge estimée (1066-1092 individus [22]) a été dépassée en 2012 lorsque l'abondance de loups estimée par le SFS était de 1166 individus. Cela a coïncidé avec une période de stabilité relative de la dynamique de la population de loups, comme mentionné précédemment. L'analyse de la population

virtuelle ne suggère que deux phases : une stabilité relative de 1999/2000 à 2007/2008 et une augmentation de 2008/2009 à 2019/2020.

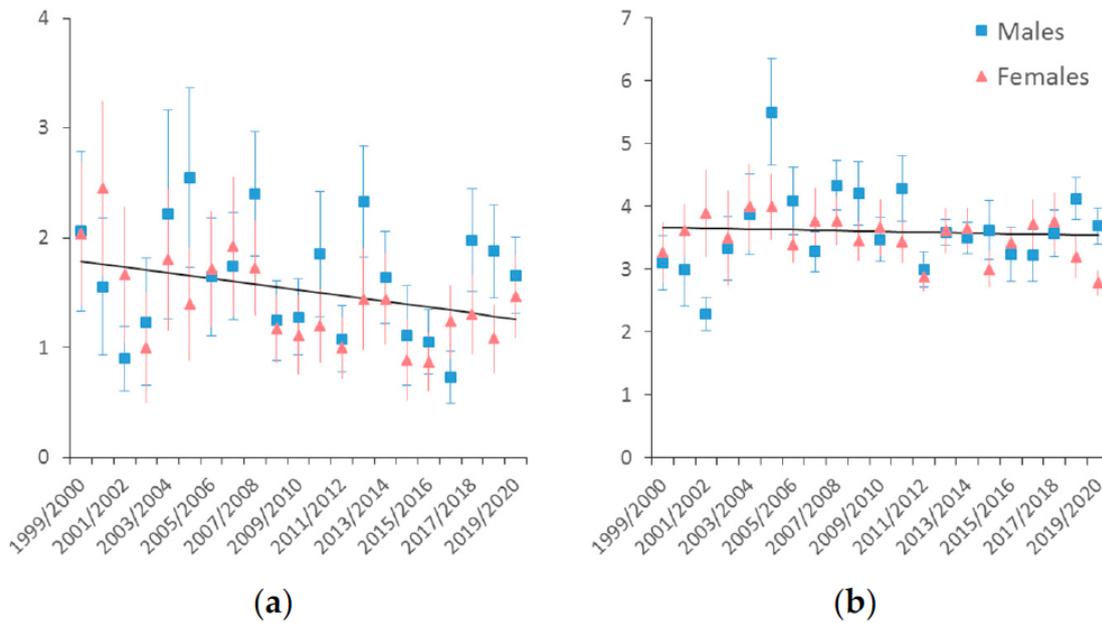
### 3.2. Structure par sexe et par âge et taux d'abattage

L'échantillon regroupé de 1998 à 2020 indique une légère prévalence féminine (0,99:1,01) parmi les loups abattus ou tués accidentellement, mais sans écart significatif par rapport au ratio attendu de 1:1 (test du  $\chi^2$  de Pearson = 24,54, df = 21,  $p = 0,2674$ ). Une conclusion similaire a été faite après avoir pris en compte les informations sur les individus prélevés mais non échantillonnés, pour lesquels l'information sur le sexe a été fournie par les chasseurs (0,93:1,07,  $\chi^2 = 16,94$ , df = 15,  $p = 0,3225$ ). Par conséquent, nous concluons que le sex-ratio des loups en Lettonie au cours des deux dernières décennies est resté pratiquement égal.

La classe d'âge la plus fréquemment rencontrée est celle des juvéniles (i.e. nés au printemps avant l'ouverture de la saison de chasse), qui représente 47,1% de tous les individus échantillonnés. Une augmentation considérable de la proportion de juvéniles a été observée au cours de la période d'étude (Figure 4). Le pourcentage de subadultes (i.e. yearlings) et d'adultes était respectivement de 10,2% et 42,7%. L'âge maximum observé est de 13 ans, échantillonné une fois en 1998, tandis que deux individus âgés de 12 ans ont été rencontrés en 2005. Depuis lors, aucun individu âgé de plus de 9 ans n'a été représenté dans les échantillons. En considérant l'âge de tous les individus échantillonnés, l'âge moyen des loups abattus est de 1,47 ans (SD = 1,98), mais l'âge moyen des adultes abattus, en prenant en compte les individus âgés de 2 ans et plus, est de 3,61 ans (SD = 1,67). Lorsque tous les individus sont pris en compte, une tendance à la baisse de l'âge moyen est observée (pente = -0,0263 ; test du rapport de vraisemblance,  $p = 0,045$ ), qui est probablement affectée par la fréquence croissante des juvéniles (Figures 4 et 5a). Lorsque seuls les adultes sont concernés, la tendance de l'âge moyen observé n'est pas significative (pente = -0,0065 ;  $p = 0,652$ ) (Figure 5b).

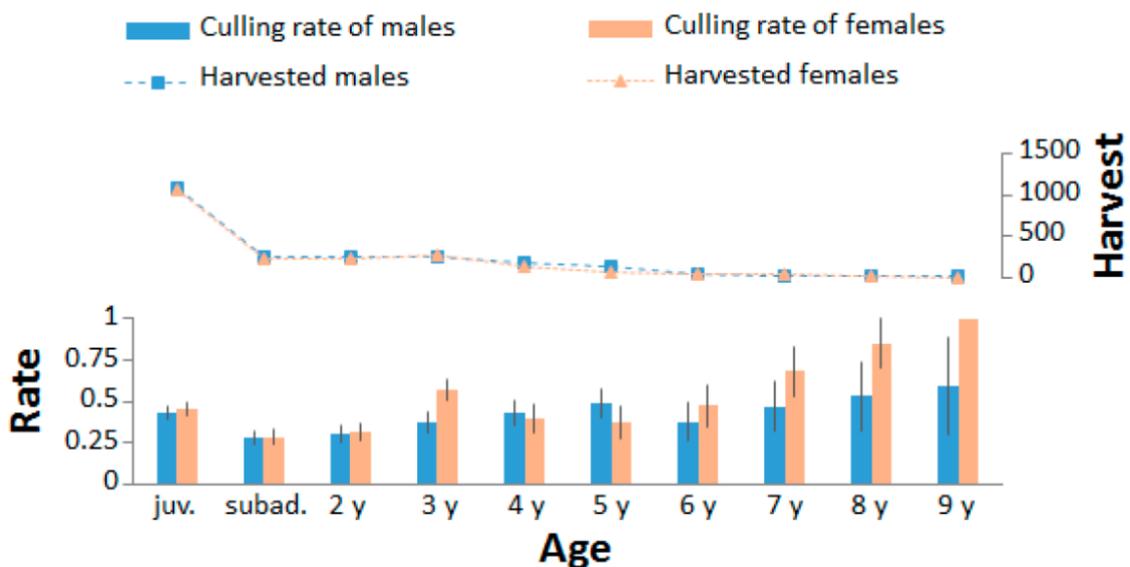


**Figure 4.** Proportion de jeunes (c'est-à-dire d'individus de moins d'un an, nés avant l'ouverture de la saison de chasse en cours) parmi les loups abattus en Lettonie de 1999/2000 à 2019/2020 (les moustaches et la ligne en pointillé indiquent respectivement les intervalles de confiance à 95% et une tendance selon la régression périodique de la meilleure adéquation)



**Figure 5.** Âge moyen des loups ( $\pm$  SE) en Lettonie (années complètes) abattus au cours des deux dernières décennies. **(a)** Tous les individus pris en compte. **(b)** Seuls les individus adultes (c'est-à-dire âgés de 2 ans et plus) ont été pris en compte. Figure 5. Âge moyen des loups ( $\pm$  SE) en Lettonie (années complètes) abattus au cours des deux dernières décennies. **(a)** Tous les individus sont pris en compte. **(b)** Seuls les individus adultes (c'est-à-dire âgés de 2 ans et plus) sont pris en compte

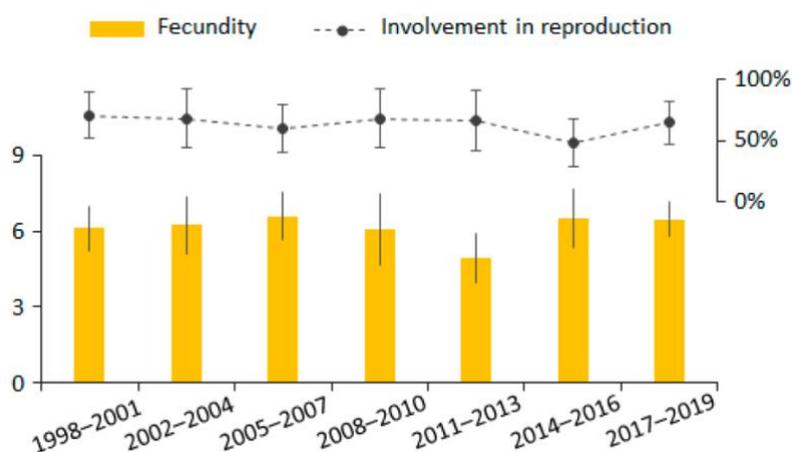
La mortalité d'abattage moyenne estimée est de 0,3728 (soit 37,3%), mais elle diffère selon l'âge (Figure 6). Le taux de mortalité par abattage des juvéniles était de 0,4196, celui des yearlings de 0,2563 et celui des individus de 2 ans de 0,3119. Pour les classes d'âge plus élevées, de 3 à 9 ans, le taux d'abattage estimé a progressivement augmenté de 0,3982 à 0,7119. Des différences significatives ont été constatées dans les taux d'abattage estimés par âge pour les mâles et les femelles ( $\chi^2 = 168,96$ ,  $df = 27$ ,  $p < 0,001$ ).



**Figure 6.** Estimation de la mortalité annuelle par abattage des loups en Lettonie en fonction du sexe et de l'âge (à titre de comparaison, le nombre absolu d'individus abattus est également indiqué ; les moustaches indiquent les intervalles de confiance à 95%)

### 3.3 Taux de reproduction et fécondité des femelles

Le pourcentage d'échantillons d'utérus et d'ovaires de femelles adultes qui contenaient des traces de reproduction (cicatrices d'un attachement placentaire antérieur et corps jaunes) de l'élevage réel (cicatrices de l'attachement placentaire précédent et corps jaunes)  $\pm 7,6\%$  ( $n = 206$ ). La variation de cette fraction n'était pas significative au cours de la ( $\chi^2 = 4,81$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,5688$ ). En outre, aucune différence significative dans la période prénatale n'a été trouvée (ANOVA à un facteur,  $F_{6,148} = 1,647$ ,  $p = 0,128$ ). Une fécondité annuelle moyenne non significative a été détectée en 2011-2013 (Figure 7), la moyenne des marques utérines étant de  $4,97 \pm 0,98$  ( $n = 31$ ). Dans les autres périodes, la fécondité annuelle moyenne était de  $6,4 \pm 0,46$  ( $n = 124$ ).



**Figure 7.** Fécondité annuelle moyenne (c'est-à-dire taille moyenne des portées) et participation à la reproduction des femelles loups adultes de 1998 à 2019 (les données des années suivantes ont été regroupées pour augmenter la taille de l'échantillon ; les moustaches indiquent les intervalles de confiance à 95% ; voir également le Tableau A2)

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Abondance, dynamique de la population et capacité d'accueil

Plus d'une décennie s'est écoulée depuis que la **gestion adaptative** des loups dans les pays Baltes a été introduite et appliquée. Contrairement à l'Estonie et à la Lituanie, la taille cible de la population en Lettonie n'a pas été fixée et maintenue [21, 25], ce qui permet théoriquement une croissance de la population. Les estimations officielles de l'abondance des loups par le SFS et notre analyse de la population virtuelle indiquent que la sous-population de loups en Lettonie a augmenté au cours des deux dernières décennies malgré les abattages continus. Une croissance considérable de la population a également été constatée pour d'autres espèces de grands mammifères, y compris des espèces proies [30, 41, 42]. Le nombre de cas de déprédation du bétail signalés au cours des dix dernières années a également légèrement augmenté, bien que cela ne soit pas statistiquement significatif [30]. Un recensement fiable des loups n'a pas été appliqué de manière continue ; par conséquent, l'abondance réelle des loups en Lettonie reste inconnue et l'ampleur de la croissance de la population doit être interprétée avec prudence. **Plusieurs facteurs peuvent contribuer à l'augmentation de la population locale malgré le prélèvement effectif d'individus. Par exemple, la population prélevée est toujours censée croître si le prélèvement est inférieur à la limite du rendement durable, déterminé par le taux de croissance et la capacité de charge, ou si, dans des circonstances spécifiques, le prélèvement remplace la mortalité naturelle de manière à réduire la mortalité globale** [27]. La **croissance apparente** peut résulter de l'immigration en provenance de pays voisins [20, 43, 44].

Des données continues sur l'abondance et le prélèvement des loups de 1958 à 2004 ont permis d'évaluer la capacité de charge de la sous-population de loups de Lettonie en tant que paramètre d'un modèle autorégressif [22], qui peut maintenant être comparé avec les estimations actuelles de l'abondance. Selon les données de l'SFS présentées dans cette étude, la valeur prédite de la capacité de charge (1066-1092 individus [22]) a été dépassée en 2012. Par la suite, une **stabilité apparente** de l'abondance estimée des loups a été observée, ce qui est attendu en raison des processus de régulation de la densité [27]. Un autre indicateur potentiel, qui peut avoir résulté d'une dépendance négative à la densité, a été la **diminution** observée de la taille des portées en 2011-2013.

**Premièrement**, les estimations d'abondance et les quotas d'abattage sont interdépendants. Le quota est décidé en fonction de l'estimation officielle de l'abondance par le SFS, mais les résultats de l'analyse virtuelle de la population dépendent du nombre d'individus abattus par classe d'âge. Par conséquent, les estimations d'abondance sont proportionnelles au quota d'abattage qui, en 2012, a été augmenté à 250 individus, mais a depuis été maintenu entre 250 et 300 individus (Figure 2). Par conséquent, la tendance apparente dans les estimations d'abondance peut résulter de la variation des quotas d'abattage. Des informations supplémentaires, telles que le succès de l'abattage par unité d'effort, reflèteraient la densité réelle [39] ; cependant, dans notre cas, les données sur les efforts des chasseurs consacrés à l'abattage des loups manquaient.

**Deuxièmement**, l'approche autorégressive dans l'évaluation des paramètres d'un modèle mécaniste qui décrit la dynamique de la population [22, 23] est attribuable à une capacité de charge qui résulte d'une combinaison de limitations écologiques et socio-économiques sur l'abondance potentielle. En raison de l'attitude dominante de la société selon laquelle la population de loups en Lettonie doit être régulée [45, 46], on ne s'attend pas à ce qu'elle croisse au-delà des limites socialement acceptables jusqu'à sa capacité de charge écologique, déterminée par la disponibilité de proies, d'abris et d'autres ressources. En outre, comme le suggèrent Ozolins et al [21, 42], une plus grande abondance de proies, des interférences humaines délibérées et non délibérées et d'autres facteurs peuvent avoir contribué à une augmentation de la capacité de charge des loups en Lettonie, mais la valeur de la capacité de charge utilisée dans cette étude a été estimée à l'origine comme une constante [22, 23]. Par conséquent, à la lumière de découvertes récentes, d'hypothèses supplémentaires et d'un ensemble de données plus important, la capacité d'accueil de la sous-population de loups de Lettonie doit être réévaluée. Ces connaissances sont utiles pour la planification et la mise en œuvre d'une gestion durable des loups (et des grands carnivores en général).

**Troisièmement**, une taille de portée plus petite peut résulter d'une croissance optimale de la population avec un apport reproductif plus faible ou des ressources en proies limitées par meute [18, 33, 47]. De 2009 à 2012, lorsqu'une fécondité plus faible a été observée, le nombre estimé de chevreuils *Capreolus capreolus* en Lettonie a chuté d'environ 240 000 individus à environ 137 000 individus [30]. D'autres espèces de proies, telles que le sanglier *Sus scrofa*, n'ont cependant pas connu de déclin et auraient été disponibles pour un changement de régime alimentaire [48, 49]. De plus, les jeunes femelles ont tendance à avoir des portées plus petites [50-52]. Par conséquent, les observations rapportées dans cette étude sont actuellement insuffisantes pour tirer une conclusion valable concernant la relation entre l'abondance des loups et la capacité de portage en Lettonie.

## 4.2. Évaluation du taux d'abattage et impact sur la démographie et la reproduction

Nos résultats indiquent une mortalité annuelle moyenne par abattage de 37,3%, ce qui suggère que 62,7% des individus sont épargnés. Les populations de loups peuvent supporter des taux d'abattage assez élevés (environ 40-60%) sans décliner en nombre [47, 53], surtout si les effets de la chasse sont atténués par l'immigration ou une base de proies riche qui soutient des taux de reproduction élevés [33]. Cependant, un abattage numériquement durable peut encore avoir des effets néfastes sur la structure sociale, la démographie et la viabilité génétique de la population [54-56].

Au cours des deux dernières décennies, l'âge moyen des loups abattus en Lettonie, en ne considérant que les individus adultes, était de 3,6 ans. Les loups âgés de plus de 7 ans représentaient 7,4% des individus abattus (Tableau A1). L'âge maximum qu'un loup peut atteindre dans la nature est de 15-16 ans [50, 57, 58]. Dans les populations qui ne subissent aucune persécution ou une persécution modérée, les loups peuvent vivre de 7 à 10 ans, alors que dans les populations fortement affectées, les loups vivent rarement au-delà de 5 à 7 ans [54, 59]. Comme l'âge moyen des individus adultes n'a pas montré de déclin significatif et que des loups âgés de 8 ou 9 ans ont été régulièrement rencontrés, même si ce n'est pas à chaque saison, nos résultats suggèrent que l'impact de l'abattage sur les loups adultes dans la sous-population Lettone a été stable au cours de la dernière décennie. Cependant, en raison de l'augmentation du taux d'abattage pour les classes d'âge plus élevées, une augmentation du quota d'abattage ou un impact relativement plus important de l'abattage favoriserait probablement l'élimination des individus plus âgés de la population. Une durée de vie plus courte due à une pression de chasse élevée peut entraîner une rotation plus importante des reproducteurs dans la population, réduisant ainsi la stabilité sociale et spatiale. Une structure de population perturbée peut entraîner des changements dans le comportement des animaux et les modèles de dispersion, les taux de reproduction et les paramètres génétiques, ainsi que la structure démographique et de parenté de la population [18, 60-62], ce qui à son tour peut avoir des effets négatifs sur l'aptitude à long terme, la conservation et la durabilité des espèces [27, 56, 63]. En outre, les animaux plus jeunes peuvent manquer de connaissances et d'expérience pour être des chasseurs compétents et donc recourir à la déprédation du bétail [18].

Un autre groupe d'âge susceptible de subir un impact relativement élevé de l'abattage est celui des juvéniles, dont la mortalité estimée est de 42%, supérieure à celle des yearlings (25,6%) et des individus âgés de 2 ans (31,2%). De plus, une tendance à l'augmentation de la proportion de juvéniles parmi les loups abattus a été observée au fur et à mesure de l'augmentation du quota. La mortalité due à l'abattage des individus jeunes et inexpérimentés devrait être élevée [7, 33, 64]. Cependant, la proportion de jeunes tend à être plus importante dans les populations exploitées que dans les populations non exploitées [50, 64-66]. Cela peut résulter de différences dans les taux de reproduction et l'apport reproductif qui en résulte. Par exemple, des études réalisées en Amérique du Nord ont indiqué que, dans les populations protégées, une proportion plutôt faible de femelles reproductrices a été observée (33-36%), alors que dans les populations contrôlées, jusqu'à 58% des femelles ont participé à la reproduction [52].

L'étude de la structure sexuelle des loups abattus a révélé un biais féminin insignifiant. Le loup est un exemple classique d'espèce monogame avec un lien à long terme et des soins biparentaux pour la progéniture [50, 65]. Dans de telles espèces, un léger biais féminin peut résulter selon l'hypothèse de l'avantage de la fille, qui prédit le transfert probable du rang social (ou d'une autre qualité bénéfique) des mères aux filles [65, 67], et la prise de rang des mères abattues par les filles a en effet été trouvée dans une population de loups régulée [68]. Cependant, nous avons également observé des taux d'abattage significativement plus élevés pour des classes d'âge de femelles particulières, ce qui pourrait également avoir affecté le sex-ratio. A notre connaissance, cette observation est contraire aux conclusions d'autres études, qui ont trouvé une mortalité par abattage plus élevée pour les mâles [69] ou aucune différence dans la survie des mâles et des femelles [33]. Du point de vue des chasseurs, l'abattage des loups en Lettonie est considéré comme non sélectif en raison des difficultés à distinguer le sexe (et, depuis l'automne, l'âge) d'un loup en situation de chasse et de la tendance à utiliser toutes les opportunités disponibles pour tuer un loup. Par conséquent, les individus les plus vulnérables ou les moins en forme sont plus susceptibles d'être abattus [60].

Hormis une fécondité temporairement réduite en 2011-2013, nous avons observé une stabilité de la taille moyenne des portées (6,1) et de la proportion de femelles ayant eu une progéniture (63,1%). En Europe, la taille moyenne des portées de loups varie entre 4,4 et 7,7 (moyenne : 5,9 [70]), et des tailles de portées similaires ont été observées en Amérique du Nord [33]. Plusieurs populations de loups exploitées ont montré des tailles de portées plus importantes, ainsi qu'une proportion élevée de femelles reproductrices et une reproduction précoce [18, 33, 47, 52, 55]. Dans cette étude, nous n'avons pas essayé d'étudier la reproduction des femelles en fonction de l'âge, mais nous avons rencontré au moins trois femelles qui ont eu des petits avant d'atteindre deux années complètes, huit femelles qui ont battu le pavillon avant d'atteindre deux années complètes, et une femelle qui a battu le pavillon avant d'atteindre une année complète [71]. En général, les louves commencent à se reproduire à l'âge de 2 à 4 ans. La reproduction à un âge plus précoce est rare et généralement permise par des territoires vacants facilement disponibles en raison de l'abattage des loups et de l'abondance des ressources en proies [33, 52]. Ainsi, les taux de reproduction observés (49-71%), plusieurs cas de reproduction précoce (moins de 2 années complètes), une taille de portée comparativement importante (~6 petits) et une proportion élevée de juvéniles peuvent indiquer que la sous-population de loups de Lettonie compense la perte due à l'abattage, ce qui est facilité par l'abondance des proies.

### **4.3. Implications pour la conservation et la gestion**

La population de loups dite de la Baltique est l'une des populations de loups les plus viables d'Europe [17]. Son rôle dans le maintien de la diversité génétique de cette espèce à l'échelle Européenne est donc important. Néanmoins, les approches de gestion dans chacun des pays qui partagent la population de loups de la Baltique sont différentes, allant d'une protection stricte en Pologne à une exploitation intensive en Russie [21]. La coopération internationale et la sensibilisation à l'état de conservation des espèces et aux objectifs de gestion à l'échelle locale sont nécessaires.

La conservation des espèces nécessite non seulement une population numériquement et spatialement viable, mais aussi l'intégrité sociale, comportementale et génétique de la population pour garantir l'existence à long terme de l'espèce et sa capacité à remplir ses

fonctions écologiques. Par conséquent, pour mieux comprendre les réponses de la sous-population de loups de Lettonie aux actions de gestion actuelles et leur impact à long terme, une enquête doit également être menée au-delà du suivi de la densité des loups et des taux de reproduction. L'immigration en provenance de l'est, due à l'absence actuelle de barrières physiques le long de la frontière entre l'UE et la Russie, pourrait être l'une des raisons pour lesquelles la sous-population de loups de Lettonie montre une tendance à l'augmentation malgré le taux de prélèvement actuel ; son éventuel effet de puits dans le réseau de métapopulations de loups de la région Baltique devrait être évalué dans de futures études. Des échantillons génétiques sont maintenant régulièrement obtenus à partir d'individus abattus, ce qui permettra d'estimer la diversité génétique et le nombre de meutes, ainsi que de déterminer la parenté interindividuelle diachronique, les schémas de dispersion et les relations potentielles avec les populations de loups voisines [25].

Cependant, les loups, en tant que carnivores sauvages vivant à proximité de l'homme dans des paysages peuplés, sont associés à des menaces réelles ou perçues pour la sécurité de la société ainsi qu'à des pertes économiques dues à la déprédation du bétail et à la disponibilité d'espèces de gibier sauvage pour les chasseurs. Dans les zones où le statut de conservation des loups le permet, leur contrôle létal a été appliqué pour atténuer ces problèmes. Néanmoins, nous avons soutenu que l'abattage peut stimuler la reproduction des loups et la taille des portées. De plus, un abattage mal motivé et mal exécuté peut échouer dans son objectif de réduire les dommages causés par la déprédation du bétail [72]. D'un point de vue scientifique, l'abattage légal peut être apprécié car il fournit aux chercheurs des informations précieuses et fiables (par exemple, des données sur la structure d'âge et le statut reproductif), qu'il est difficile d'obtenir autrement. En fin de compte, son efficacité dans la gestion durable des loups doit être continuellement évaluée.

## 5. CONCLUSIONS

Nos résultats indiquent qu'au cours des deux dernières décennies, la sous-population de loups de Lettonie a été soumise à une pression de chasse modérée, qui a préservé la stabilité du sex-ratio (malgré une mortalité par abattage inégale) et la structure d'âge adulte de la population, et a permis sa croissance grâce à des taux de reproduction et des tailles de portées élevés (le rôle de l'immigration reste cependant inconnu). La stabilisation apparente de la dynamique récente de la population par rapport à la capacité de charge précédemment estimée n'a pas pu être définitivement associée aux effets négatifs de la dépendance à la densité, et atteindre les limites naturelles de l'abondance des loups en Lettonie en raison d'intérêts concurrents est considéré comme irréaliste. L'état de la population doit être évalué sur la base non seulement de l'abondance mais aussi des données sur la structure de la population obtenues à l'aide de différentes méthodes. À cet égard, l'abattage légal fournit des informations précieuses et fiables ; il est donc conseillé de l'associer aux efforts de surveillance des espèces.