

## Atteindre la reproduction chez un grand carnivore : rôle de l'environnement précoce et des traits intrinsèques



Cold Spring Harbor Laboratory

**bioRxiv**  
THE PREPRINT SERVER FOR BIOLOGY

HOME | SUB

New Results 🔔 Follow this preprint

**Reaching reproduction in a large carnivore: role of early environment and intrinsic traits**

 Léa Auclair,  Cecilia Di Bernardi,  Håkan Sand,  Mikael Åkesson,  Barbara Zimmermann,  Øystein Flagstad,  Petter Wabakken,  Camilla Wikenros

doi: <https://doi.org/10.1101/2025.01.24.634662>

### Preprint

#### Résumé

Pour atteindre la reproduction, les individus doivent survivre au stade juvénile, une période critique où les taux de survie sont faibles chez les grands carnivores. Nous avons analysé les données de 582 loups (*Canis lupus*) identifiés par ADN au cours de leur première année en Suède et en Norvège, afin d'étudier les facteurs intrinsèques et extrinsèques au sein du territoire natal affectant la probabilité d'atteindre la reproduction, c'est-à-dire d'avoir des petits survivant au moins à l'âge de 5 mois. Ces facteurs comprenaient la densité des proies principales, la densité des routes, la densité humaine et la proximité de zones de non-reproduction, ainsi que le sexe, la consanguinité et le port d'un collier. Sur les 582 loups identifiés, 21% ont atteint le stade de la reproduction. **La densité humaine et la présence ou non d'un collier sont les facteurs les plus significatifs.** Ces deux facteurs ont été associés à une probabilité accrue d'atteindre la reproduction, ce qui pourrait être lié au braconnage. Le degré de consanguinité était négativement associé à la probabilité d'atteindre la reproduction, tandis que la densité des routes de gravier et le fait d'être né en Suède y étaient positivement associés. **Nos résultats suggèrent une influence des activités humaines légales et illégales sur le stade juvénile des loups en ce qui concerne la probabilité d'atteindre la reproduction.** Notre étude permet de mieux comprendre comment les conditions du début de la vie et les traits intrinsèques façonnent la reproduction et souligne les défis de la conservation des loups dans les paysages anthropisés.

**Mots clés :** *Canis lupus*, stade juvénile, traits d'histoire de vie, territoire natal, reproduction

#### INTRODUCTION

La théorie de l'**histoire de vie** cherche à expliquer les caractéristiques générales du cycle de vie d'un organisme, y compris les variations intraspécifiques et interspécifiques, en explorant la manière dont les organismes allouent les ressources à la croissance, à la survie et à la reproduction tout au long de leur vie [1,2]. Ces stratégies d'allocation des ressources façonnent leurs **schémas évolutifs** globaux. La capacité d'un organisme à atteindre la maturité reproductive est un élément clé de sa stratégie d'histoire de vie. Pour ce faire, la

plupart des individus doivent survivre à des stades de vie distincts, tels que le stade juvénile suivi du stade adulte, où ils peuvent trouver un partenaire et se reproduire. La réussite de ces étapes dépend de la condition physique de l'individu, qui est influencée par des caractéristiques intrinsèques et des facteurs environnementaux.

**Le stade juvénile est particulièrement crucial car il est souvent caractérisé par des taux de survie faibles et variables [2,3], les conditions environnementales du début de la vie ayant des effets durables sur la biologie d'un organisme.** En effet, des conditions favorables au début de la vie peuvent augmenter les chances de survie d'un individu et accroître la probabilité d'atteindre la maturité reproductive, tandis que des conditions défavorables au début de la vie peuvent entraîner une croissance corporelle réduite, affecter le comportement ou les processus physiologiques, tels que le retardement de la reproduction, et réduire la condition physique globale [4-7]. Les habitats anthropiques affectent de diverses manières la condition physique et les traits d'histoire de vie de plusieurs espèces. Par exemple, [8] montrent que les habitats modifiés ont un effet négatif sur la condition physique en modifiant les traits d'histoire de vie, favorisant un rythme de vie plus rapide avec une dispersion plus précoce et l'acquisition d'une position dominante chez une espèce à reproduction coopérative. Les auteurs de l'étude [9] soulignent la manière dont les individus réagissent à divers types de perturbations humaines. Ces réponses peuvent être directes ou indirectes et résultent souvent de changements dans les facteurs qui affectent la condition physique, tels que la disponibilité des ressources, les possibilités et le succès de la dispersion, l'accès à un espace libre et la présence d'autres espèces qui interagissent.

En raison de leurs vastes domaines vitaux et de leurs longs temps de génération [10], qui entraînent une lente reconstitution des populations, les grands carnivores peuvent être particulièrement vulnérables aux changements induits par l'homme, tels que la fragmentation et l'altération de leur habitat [11]. Au cours des dernières décennies, les grands carnivores se sont considérablement rétablis, s'établissant dans des paysages anthropisés [12]. Cela peut entraîner des conflits en matière de conservation, en particulier dans les zones rurales où la déprédation du bétail devient une préoccupation urgente pour les agriculteurs et les éleveurs [12-15]. En outre, comme de nombreuses populations de grands carnivores restent petites et isolées, elles sont plus exposées aux menaces affectant la viabilité à long terme des populations, telles que la perte de variation génétique, la dépression de consanguinité et la réduction du potentiel d'adaptation [16-18].

L'un des rétablissements les plus remarquables de grands carnivores en Europe est celui des loups (*Canis lupus*). Espèce très adaptable, les loups sont capables de s'installer tout au long du gradient allant d'un impact humain faible à un impact humain élevé [12]. La cohabitation avec l'homme et les facteurs environnementaux ont un impact sur le comportement des loups et la dynamique des populations [19,20]. Par exemple, les routes représentent un compromis pour les loups, avec des effets négatifs liés à l'homme [21], notamment le dérangement [22], l'augmentation de la mortalité due au trafic [23] et l'accès accru pour les braconniers [24]. Les effets positifs peuvent résulter d'une plus grande facilité de déplacement [25-27], d'un marquage olfactif efficace [28] et d'un accès aux proies [29,30]. De même, la densité humaine peut également avoir un impact négatif sur la condition physique des loups car ils ont tendance à éviter les infrastructures humaines [22,31], en particulier les tanières et les sites de rendez-vous [32]. **La qualité et la quantité des ressources disponibles au début de**

la vie est l'un des facteurs bien connus qui affectent la condition physique et les performances à un stade ultérieur de la vie [33]. Outre la densité des proies, la quantité de nourriture disponible pour la consommation dépend également du succès de chasse des loups. Le succès de chasse [34-36] et le taux de mortalité [37,38] des loups peuvent être affectés par les conditions climatiques telles que l'épaisseur de la neige. La disponibilité des ressources dépend également de la concurrence intraspécifique, car les fortes densités de loups entraînent une réduction de la taille des territoires [20,39]. D'un autre côté, des densités de loups plus élevées peuvent également avoir un impact positif sur la probabilité d'atteindre la reproduction en augmentant les chances de trouver un partenaire, ce qui peut s'avérer difficile à de faibles densités de population [14,40-42].

Les caractéristiques intrinsèques peuvent également affecter le destin des jeunes. La consanguinité, connue pour ses effets néfastes sur de nombreuses espèces [43-46], y compris les loups [47-50], s'est avérée avoir un impact significatif sur les juvéniles [43,51]. La **dépression de consanguinité** peut entraîner des malformations [48,52,53], augmenter l'âge de la première reproduction [42], ainsi que diminuer le succès de l'accouplement et de la reproduction [50]. En outre, la probabilité d'atteindre la reproduction peut différer entre les sexes, les mammifères mâles juvéniles présentant généralement des taux de mortalité plus élevés que leurs homologues femelles [54-56]. Si le radiomarquage des animaux peut donner une idée de leurs caractéristiques intrinsèques, les marques ou les colliers eux-mêmes peuvent affecter le comportement, la survie et la reproduction de l'individu étudié. Bien que l'impact négatif des colliers GPS sur la survie et la reproduction des oiseaux soit bien documenté [57], leur effet sur les mammifères reste moins bien étudié. Les études sur les grands carnivores munis de colliers ont abouti à des conclusions différentes : certaines font état d'un taux de survie plus élevé chez les gloutons (*Gulo gulo*) [58] et les loups [59,60], tandis que d'autres associent les colliers à un risque de mortalité plus élevé chez les loups [61,62].

Le rétablissement de la population de loups en Scandinavie est un exemple bien documenté du rétablissement des loups en Europe. Après la première reproduction en 1983, seuls cinq individus immigrés ont contribué avec des haplotypes uniques pendant la période 1983-2008 [50], et avec un nombre de loups estimé à 375 (IC : 352 à 402) loups en Scandinavie en 2019 [63]. Comparée à d'autres régions du monde, la population était encore à une densité relativement faible avec un ratio élevé d'élan (*Alces alces*) par rapport aux loups [30,64], l'élan étant la principale espèce proie de cette population [65-67]. Grâce aux efforts considérables de suivi de la population, qui ont permis d'identifier 97% de tous les événements reproductifs, le territoire natal et le niveau de consanguinité sont connus pour presque tous les individus depuis le rétablissement de la population en 1983 jusqu'à aujourd'hui [68]. La population est également un bon exemple des défis de conservation liés au rétablissement des loups, car le **goulot d'étranglement historique** pendant la recolonisation a entraîné une grave **dépression de consanguinité** [49]. L'étude de l'Institut de recherche sur le loup [50] a montré que la progéniture des immigrés a un taux d'appariement et de reproduction plus élevé que la progéniture des couples autochtones et plus consanguins. Comme dans d'autres régions du monde, le rétablissement des loups en Scandinavie a donné lieu à des conflits au sein des communautés locales [13,14] qui posent des problèmes pour la conservation de la population de loups. On estime que le braconnage est responsable de la moitié de la mortalité totale des loups [69]. Au-delà du braconnage, les loups ont été légalement abattus en Scandinavie pour limiter les dégâts et par le biais de systèmes de quotas [70]. **Cependant**, les

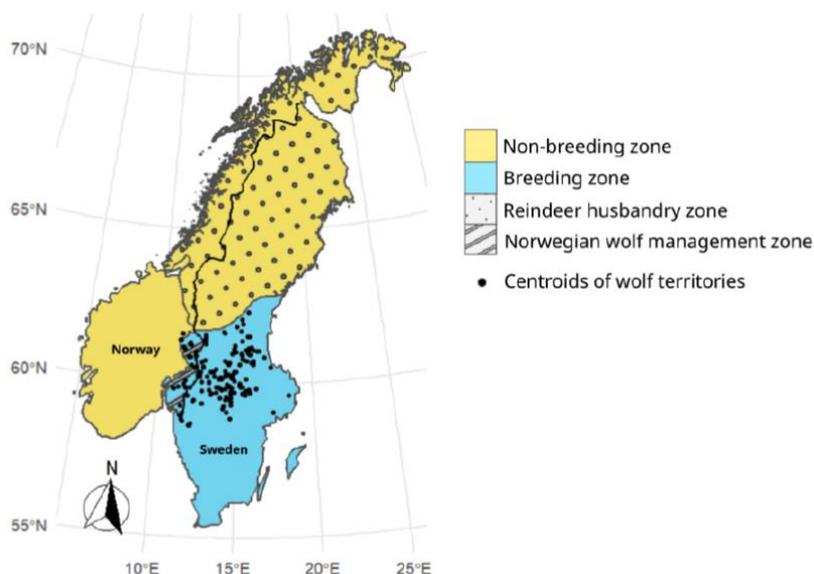
objectifs de gestion et la politique concernant les loups diffèrent entre la Suède et la Norvège, notamment en ce qui concerne la taille et la répartition des populations [71,72]. En Suède, les loups sont autorisés à s'installer en dehors de la zone d'élevage des rennes (environ 55% de la superficie totale du pays, qui est de 447 425 km<sup>2</sup>), et en Norvège, les loups sont autorisés à s'installer dans une « zone à loups » (environ 5% de la superficie totale du pays, qui est de 324 220 km<sup>2</sup>). La Norvège se caractérise également par une acceptation sociale généralement plus faible des grands carnivores que la Suède [13].

Après le stade juvénile, les loups peuvent se disperser ou rester philopatrics avant de s'installer sur un territoire avec un partenaire et de se reproduire. Dans cette étude, nous nous intéressons spécifiquement au **stade juvénile** du cycle de vie des loups et à son impact sur la condition physique ultérieure jusqu'à la première reproduction dans la population de loups de Scandinavie. Nous avons défini la **probabilité** d'atteindre la reproduction comme la probabilité de se reproduire et d'avoir des petits qui survivent au moins jusqu'à l'âge de cinq mois. Pour mieux comprendre comment les conditions du stade juvénile peuvent affecter la probabilité d'atteindre la reproduction, nous avons examiné l'influence de facteurs extrinsèques liés à l'environnement du territoire natal et de facteurs intrinsèques tels que la consanguinité, le sexe et le port du collier dans la population de loups de Scandinavie. Nos hypothèses sont résumées dans le **Tableau 1**.

## MATERIEL ET METHODE

### I. La population de loups dans la péninsule Scandinave

La population de loups étudiée est répartie dans le centre-sud de la Suède et dans les zones adjacentes du sud-est de la Norvège. Les loups ne peuvent pas s'installer en tant que résidents dans les zones d'élevage de rennes [73]. En Norvège, la zone des loups représente la seule zone où les loups sont autorisés à se reproduire (**Figure 1**).



**Figure 1.** Carte de la zone d'étude avec la zone norvégienne de gestion des loups et la zone scandinave d'élevage de rennes. La partie bleue représente la zone où les loups sont légalement autorisés à s'installer et à se reproduire (la zone de reproduction) et la partie jaune est la zone de non-reproduction. Les points noirs représentent les centroïdes des territoires natus des loups utilisés dans cette étude entre 2003 et 2016

**Tableau 1.** Hypothèses sur les effets des facteurs extrinsèques (densité de routes en gravier, densité humaine, densité d'élan, épaisseur de neige, densité de loups, distance aux zones de non-reproduction et pays de naissance) et des

facteurs intrinsèques (consanguinité, sexe, port du collier) sur la probabilité pour les loups d'atteindre la reproduction en Scandinavie

Hypothesis	Parameters	Rationale	References
Gravel road density in the natal territory increases the probability to reach reproduction	Gravel road density	roads facilitate travelling and hunting for wolves	[29,30]
Gravel road density in the natal territory decreases the probability to reach reproduction		roads increase traffic mortality, disturbances and facilitate poaching	[22–24]
Human density in the natal territory increases the probability to reach reproduction	Human density	less poaching in more human-populated areas	[93]
Human density in the natal territory decreases the probability to reach reproduction		higher human disturbance might impact wolves' behaviour as they tend to avoid humans	[22,31,32]
Moose density in the natal territory increases the probability to reach reproduction	Moose density	moose is the primary prey species in this population	[65,66]
Snow depth in the natal territory increases the probability to reach reproduction	Snow depth	increase of wolf hunting success in deep snow	[34–38]
Snow depth in the natal territory decreases the probability to reach reproduction		increased risk of poaching	[61,96]
Wolf density in the natal territory increases the probability to reach reproduction	Wolf density	increased probability to find a mate	[14,30,42]
Inbred wolves have a lower probability to reach reproduction	Inbreeding	inbreeding depression on reproductive traits	[42,43,49,50,107]
Females have a higher probability to reach reproduction than males	Sex	juvenile females often exhibit lower mortality rates than males in mammals and stay less long in the dispersing phase, which exposes them to lower mortality risk	[54–56,77]
Females have a lower probability to reach reproduction than males		males start reproducing on average earlier than females in this population	[42]
Collared wolves have a higher probability to reach reproduction	Collared	potential protection against poaching	[58,60,95]
Collared wolves have a lower probability to reach reproduction		collars have been linked to a lower survival mainly in bird species, but also in some wolf populations	[57,60,61]
Wolves born in Sweden have higher probability to reach reproduction than those born in Norway	Birth country	lower social acceptance of large carnivores in Norway	[13]
Distance to non-breeding zones of the natal territory increases the probability to reach reproduction	Distance to non-breeding zones	lower probability to settle in areas where management authorities do not allow wolves to breed	[69]

Après avoir été déclarée **fonctionnellement** éteinte en 1966, la population de loups s'est rétablie sur la péninsule Scandinave à la fin des années 1970 grâce à l'immigration de quelques loups provenant de la population Finno-Russe [14,49,74]. La population a augmenté, atteignant environ 460 (IC : 439-483) loups en Scandinavie au début de la saison de suivi 2020-2021 avec moins de 20% des loups en Norvège et le reste en Suède [75].

Chaque année depuis 1998, un programme de suivi est mené pendant la période hivernale (du 1<sup>er</sup> octobre au 31 mars) pour l'identification des individus, l'analyse du sexe et de la filiation. À l'origine, ce programme était basé uniquement sur le suivi de la neige, mais depuis le début des années 2000, il comprend également des analyses ADN d'échantillons non

invasifs (excréments, urine, poils). Sur la base de ces données, les paires territoriales et les meutes peuvent être identifiées afin de déterminer le nombre annuel **d'événements de reproduction**, confirmé comme décrit par [68]. Les analyses d'ADN pour l'identification individuelle et la parenté permettent la reconstruction et la mise à jour annuelle de **l'arbre généalogique** de la population, qui fournit des estimations annuelles de la consanguinité de presque tous les individus de la population scandinave [49,68].

## II. Sélection des individus de loups cibles

L'identification des individus loups dans cette étude a été basée sur l'échantillonnage de l'ADN à partir **i)** des excréments, de l'urine ou du sang d'œstrus collectés pendant la saison de surveillance, **ii)** de la salive provenant d'événements de déprédation, ou **iii)** du sang prélevé sur des loups capturés vivants. Cette étude a utilisé des données de 2003 à 2021, y compris des individus nés en Scandinavie de 2003 à 2016. Une étude précédente a montré que 95% des loups survivants s'étaient reproduits avant l'âge de cinq ans et que l'âge médian de la première reproduction dans cette partie de la population était de trois ans pour les femelles et de deux ans pour les mâles [42]. Ainsi, pour minimiser le risque de classer à tort des loups comme non reproducteurs alors qu'ils ont le potentiel de se reproduire, notre étude n'a inclus que les loups nés jusqu'en 2016.

Pour minimiser le biais en faveur des individus qui se sont reproduits avec succès et pour maintenir la cohérence de nos données, notre étude n'a inclus que les individus qui ont été identifiés comme étant en vie pendant au moins leur première saison de suivi [68], qui s'étend de 5 à 11 mois d'âge (1<sup>er</sup> octobre - 30 mars). Cette approche a été adoptée parce que les individus plus âgés ont une probabilité plus élevée d'atteindre la reproduction. Notre échantillon comprenait 340 individus dont l'année de naissance était connue, soit parce qu'ils avaient été échantillonnés et identifiés individuellement au cours de la première année suivant la première reproduction de leurs parents ( $n = 310$ ), soit parce qu'ils avaient été capturés et identifiés en tant que petits ( $<1$  an,  $n = 30$ ). En outre, 242 individus d'âge inconnu ont été inclus dans l'étude, ce qui a permis d'obtenir un ensemble de données de 582 (Tableau 2), à condition que leur première identification ait eu lieu sur leur territoire natal pendant la saison de suivi. Il est probable que la majorité de ces individus étaient âgés de moins d'un an, c'est-à-dire qu'ils ont été identifiés au cours de la première saison de suivi après leur naissance, car 76% des petits quittent définitivement leur territoire natal avant leur deuxième saison de suivi, c'est-à-dire avant l'âge de 1 an et 5 mois [76,77].

Sur l'ensemble des données (582 loups), 126 ont été légalement tués (Tableau 2). Comme la décision d'abattre un loup peut dépendre de facteurs qui dépassent le cadre de notre recherche, nous avons exclu de l'analyse principale les loups qui avaient été légalement tués et nous avons effectué une analyse séparée incluant les individus légalement tués (Annexe 1). Par souci de cohérence, nous avons appliqué le même seuil de cinq ans d'âge pour les loups tués légalement, indépendamment du fait qu'ils se reproduisent ou non, c'est-à-dire que si un loup a été tué avant d'atteindre l'âge de cinq ans, nous avons supposé qu'il n'avait peut-être pas encore eu le temps de se reproduire et qu'il a donc été retiré de notre analyse.

### III. Facteurs intrinsèques

Les facteurs intrinsèques liés aux loups individuels étaient le coefficient de consanguinité, le sexe et le fait d'être équipé d'un collier. Le coefficient de consanguinité de chaque individu est basé sur le pedigree de la population de loups Scandinaves [49,78]. L'objectif étant d'étudier l'effet du port du collier au début de la vie des loups, nous avons considéré comme individus munis d'un collier uniquement les loups munis d'un collier avant l'âge d'un an ( $n = 19$  excluant les individus tués légalement et  $n = 27$  les incluant). Nous avons également effectué une analyse séparée excluant ces loups munis d'un collier (Annexe 2, **Tableau 2**).

**Tableau 2.** Nombre d'individus de la population de loups de Scandinavie ayant atteint le stade de la reproduction dans les différents ensembles de données (2003-2021)

	Total number of individuals	Number of individuals that reached reproduction
Excluding legally killed (main analysis)	456	108 (23.6%)
Including legally killed (Appendix 1)	582	122 (20.9%)
Excluding collared individuals (Appendix 2)	437	99 (22.6%)

### IV. Facteurs extrinsèques

Les facteurs extrinsèques sont des variables environnementales et anthropiques liées au territoire natal. La mesure du **territoire natal** utilisée pour extraire les données était un tampon circulaire autour du centroïde du polygone du territoire natal tel qu'il a été enregistré lors du suivi annuel. La taille du **territoire natal** créé était de 1000 km<sup>2</sup> (**tampon de 18 km de rayon**), comme représenté par la taille moyenne d'un territoire de loup Scandinave [79].

La densité humaine a été calculée comme le nombre annuel d'habitants par km<sup>2</sup> pour chaque municipalité en Suède (<https://www.scb.se/> et en Norvège <https://www.ssb.no/>). Pour chaque territoire natal estimé, la densité humaine a été mesurée comme la densité humaine moyenne des municipalités chevauchant le territoire natal. La densité de routes en gravier a été calculée comme la longueur moyenne des routes en gravier (km/km<sup>2</sup>).

La densité de loups a été estimée comme le nombre de territoires voisins limitrophes, c'est-à-dire le nombre de territoires chevauchant le territoire natal. La taille des prélèvements d'élans s'étant révélée corrélée à la densité de la population d'élans en Scandinavie [80], nous avons utilisé les relevés annuels des prélèvements de chasse comme indice de la densité d'élan (nombre d'élans tués/10 km<sup>2</sup> pour les comtés de Suède [www.algdata.se](http://www.algdata.se) et de Norvège <https://www.ssb.no/>). Les données sur les carnets de chasse ont été générées en tant que moyenne pondérée de la densité d'élans des comtés chevauchant le territoire. La moyenne annuelle de l'épaisseur de neige a été estimée à partir des données quotidiennes d'épaisseur de neige extraites de la base de données SMHI pour les stations météorologiques en Suède (<https://www.smhi.se>) et du site web seklima (<https://seklima.met.no/>) en utilisant les données de met.no (<https://www.met.no>) pour la Norvège. Des corrections pour les valeurs manquantes (3,3% en Suède et 11,7% en Norvège) ont été appliquées conformément aux recommandations du SMHI (Annexe 3). Comme nous étions principalement intéressés par l'effet de l'épaisseur de neige pendant la première année de vie des loups, nous avons utilisé la moyenne annuelle des données d'épaisseur de neige du 13 mai (naissance moyenne des

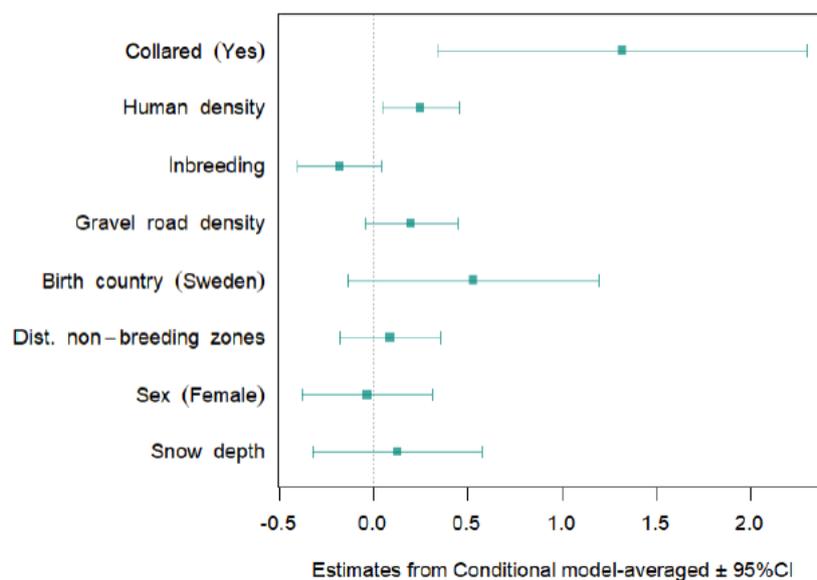
petits) au 30 avril de l'année suivante, en excluant les mois d'été (juillet, août, septembre), pour chaque station météorologique. Par conséquent, pour chaque individu, l'épaisseur moyenne de neige au cours de sa première année de vie dans son territoire natal a été estimée à l'aide d'un modèle d'interpolation de krigeage incluant l'effet de l'altitude, ce facteur ayant montré qu'il améliorait la précision du modèle [82]. Nous avons également inclus deux facteurs géographiques du territoire natal, à savoir le pays de naissance (Norvège ou Suède selon l'emplacement du centroïde du territoire), ainsi que la distance entre le centroïde du territoire natal et la zone la plus proche où les loups n'étaient pas autorisés à s'établir (zone de non-reproduction), c'est-à-dire en dehors de la zone Norvégienne des loups et à l'intérieur de la zone d'élevage des rennes (Figure 1).

## V. Analyse statistique...

### RESULTATS

Parmi les 456 individus identifiés vivants en tant que petits au cours de leur premier hiver de suivi, 108 (24%) se sont reproduits avec au moins un petit confirmé vivant au cours de la saison de suivi suivante. En incluant également les loups qui ont été légalement tués, la probabilité d'atteindre la reproduction a été réduite à 21% (Tableau 2).

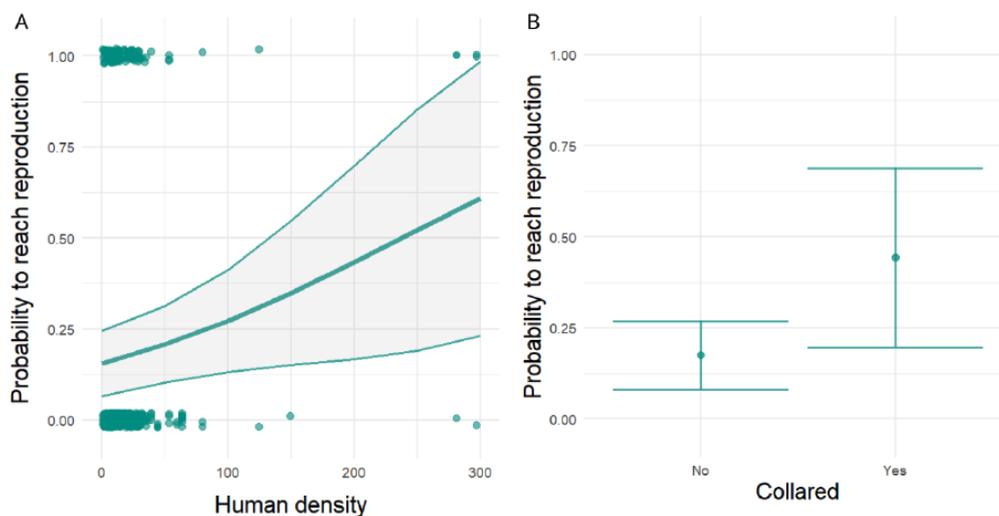
Dans notre analyse, 15 modèles avaient un  $\Delta AIC_c \leq 2$  et ont été inclus dans le calcul de la moyenne des modèles. Deux facteurs, la densité humaine et le port du collier, étaient présents dans tous les meilleurs modèles après sélection (Tableau 3). Les intervalles de confiance de ces facteurs dans le modèle moyenné ne se chevauchaient pas avec zéro (Figure 2).



**Figure 2.** Graphique des coefficients du modèle moyen des facteurs ayant un impact sur la probabilité d'atteindre la reproduction pour les loups en Scandinavie. Les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % des coefficients estimés par le modèle moyenné (Tableau 3)

La probabilité d'atteindre la reproduction était positivement associée à la densité humaine sur le territoire natal, une augmentation d'un écart-type du nombre d'habitants/km<sup>2</sup>

entraînant une probabilité 1,28 fois plus élevée ( $\exp(0,25)$ , **Tableau 3**) d'atteindre la reproduction. Pour illustrer ce point, la probabilité moyenne prédite de reproduction était de 16% [CI = 7%-25%] dans les territoires de loups natals avec une densité humaine de 1 habitant/km<sup>2</sup>, et de 27% [CI = 13%-41%] dans les territoires avec 100 habitants/km<sup>2</sup> (**Figure 3**).



**Figure 3.** Probabilité d'atteindre la reproduction en fonction de **A**) la densité humaine dans le territoire natal (habitants/km<sup>2</sup>) et **B**) le fait d'être équipé d'un collier. Les lignes indiquent les valeurs ajustées, avec l'intervalle de confiance à 95 % associé, à partir des estimations moyennes du modèle (**Tableau 3**). Pour le panneau A, le sexe a été maintenu constant à « Male », le pays de naissance à « Norway », le collier à « No », et les coefficients des autres variables continues (consanguinité, densité humaine, densité des routes de gravier, épaisseur de la neige, densité des élan, distance des zones de non-reproduction pour les loups, et densité des loups) ont été maintenus à leur moyenne. Les points dans le panneau A correspondent aux points de données observés, où leur position sur l'axe des y représente le résultat binaire réel de l'atteinte de la reproduction (0 ou 1).

Parmi les 19 loups munis d'un collier au cours de leur première année de vie, la reproduction a été enregistrée pour 9 individus, ce qui donne une probabilité d'atteindre la reproduction de 44% [CI = 20%-69%] contre 17% [CI = 8%-27%] (**Figure 3**) pour les individus non munis d'un collier. **Les loups portant un collier avaient plus de trois fois plus de chances (odds ratio = 3,74) d'atteindre la reproduction que les loups ne portant pas de collier** (**Tableau 3**).

La densité des routes en gravier sur le territoire natal et le pays de naissance ont été retenus dans dix modèles, parmi les 15 meilleurs. Les loups nés en Suède ou dans un territoire natal avec une densité de routes plus élevée ont été associés à une probabilité plus élevée d'atteindre la reproduction (**Tableau 3**, Annexe 4).

La consanguinité a été retenue dans huit des 15 meilleurs modèles et a montré une tendance négative mais non significative sur la probabilité d'atteindre la reproduction (**Tableau 3**, Annexe 4). Les autres facteurs explicatifs (distance aux zones de non-reproduction, sexe et épaisseur de neige) n'ont été retenus que dans quelques-uns des modèles les mieux classés, à l'exception de la densité des orignaux et des loups qui n'a été incluse dans aucun des modèles les mieux classés (**Tableau 3**).

L'inclusion des individus tués légalement (Annexe 1) ou le retrait des loups munis de colliers (Annexe 2) ont donné des résultats similaires et n'ont pas modifié les principaux résultats. **Dans nos données, 55% des individus ont été tués légalement dans la zone où les loups sont**

autorisés à se reproduire, et 64% de ces événements ont eu lieu en Suède, qui représente également 78% des individus de notre étude.

**Tableau 3.** Sélection de modèles et estimations des paramètres moyennés par modèle ( $\beta$ ), erreur standard (SE) pour le modèle conditionnel et le modèle moyenné complet sur la probabilité d'atteindre la reproduction pour les loups en Scandinavie au cours de la période 2003-2021. Les modèles ont été classés sur la base de  $\Delta AIC_c$  et seuls les meilleurs modèles ( $\Delta AIC_c \leq 2$ ) ont été conservés et utilisés pour le calcul de la moyenne des modèles. Le meilleur modèle a un  $AIC_c$  de 495,05. La référence dans les analyses est « Non » pour le prédicteur Collier, « Norvège » pour le Pays et « Mâle » pour le Sexe.

\*\*\* < 0,001 < \*\* < 0,01 < \* < 0,05

	Intercept	Collared	Human density	Inbreeding	Gravel road density	Birth country	Dist. non-breeding zones	Sex	Snow depth	df	$\Delta AIC_c$	weight
	X	X	X	X	X	X				7	0	0.12
	X	X	X		X	X				6	0.23	0.11
	X	X	X	X		X				6	0.55	0.09
	X	X	X	X						5	0.75	0.08
	X	X	X	X	X					6	0.88	0.08
	X	X	X		X					5	1.30	0.06
	X	X	X			X				5	1.38	0.06
	X	X	X	X	X	X		X		8	1.54	0.06
	X	X	X	X	X	X	X			8	1.61	0.05
	X	X	X							4	1.65	0.05
	X	X	X	X	X	X		X		8	1.73	0.05
	X	X	X	X			X			6	1.77	0.05
	X	X	X		X	X			X	7	1.96	0.05
	X	X	X		X	X	X			7	1.96	0.05
	X	X	X		X	X		X		7	1.99	0.04
Full model	$\beta$	-1.55***	1.32**	0.25*	-0.10	0.13	0.36	-5x10 <sup>-3</sup>	0.01	9x10 <sup>-3</sup>		
	SE	0.33	0.50	0.10	0.12	0.14	0.37	0.07	0.08	0.05		
Conditional averaged	$\beta$	-1.55***	1.32**	0.25*	-0.18	0.20	0.53	-0.03	0.13	0.09		
	SE	0.33	0.50	0.10	0.11	0.12	0.34	0.18	0.23	0.14		

## DISCUSSION

Nous avons identifié **deux facteurs** indirects pertinents liés à la probabilité d'atteindre la reproduction pour les loups, notamment la densité humaine sur le territoire natal et le fait que le loup ait été équipé d'un collier au cours de sa première année de vie. En outre, nous avons observé de faibles preuves que la densité des routes de gravier dans le territoire natal est positivement liée à la probabilité d'atteindre la première reproduction. Nous avons également constaté que la probabilité d'atteindre la première reproduction était plus élevée si les loups étaient nés en Suède plutôt qu'en Norvège. Enfin, conformément à notre hypothèse, nous avons observé une tendance à une probabilité plus élevée d'atteindre la première reproduction pour les loups moins consanguins. Contrairement à nos hypothèses, nous n'avons pas trouvé de soutien pour un effet des autres prédicteurs, c'est-à-dire la densité d'élans, la densité de loups, le sexe, l'épaisseur de la neige et la distance par rapport aux zones de loups non reproducteurs.

La forte relation entre l'atteinte de la reproduction et la densité humaine et le marquage au collier peut refléter des interactions complexes et indirectes entre les loups et les activités humaines, y compris le braconnage des loups. Même si de nombreuses études s'accordent à dire que les grands carnivores sociaux comme les loups sont sujets aux conflits dans les zones à forte densité humaine [22,32,87,88], plusieurs études ont également suggéré que les loups sont tout à fait capables de persister dans les paysages modifiés par l'homme [89-911]. Une

plus grande abondance de proies ongulées dans les zones agricoles (92) a été suggérée comme une raison potentielle de la sélection par les loups rouges (*Canis rufus*) d'habitats modifiés par l'homme plutôt que d'habitats naturels. Dans notre étude, la relation positive observée entre la probabilité d'atteindre la reproduction et la densité humaine dans le territoire natal pourrait être fonctionnellement liée à un accès plus facile aux proies dans les zones plus habitées et agricoles. Une autre explication possible est que des densités humaines plus élevées peuvent décourager le braconnage en raison d'un risque accru d'être découvert et attrapé par les forces de l'ordre [93]. De même, l'acceptation des grands carnivores, y compris les loups, tend à être plus élevée dans les zones plus urbanisées, alors que les habitants des zones rurales expriment généralement une attitude plus négative [13,94].

Le fait que les loups **munis d'un collier** au cours de leur première année présentaient un avantage substantiel dans la probabilité d'atteindre la reproduction soutient les résultats présentés par [58]. Cette étude a en effet montré un effet positif des colliers GPS sur la survie des gloutons en Scandinavie et les auteurs ont attribué ces résultats au fait que les colliers agissent comme un moyen de dissuasion contre les abattages illégaux [58]. Une autre explication de notre résultat pourrait être que les loups, apprenant de leurs expériences de capture passées, développent un comportement d'évitement envers les humains, en percevant ces événements comme traumatisants. Si ce comportement d'évitement se réalise, il pourrait rendre les loups moins exposés et vulnérables à la présence et aux activités humaines, y compris le braconnage. Si cela est vrai, ce résultat soulève également plusieurs questions concernant la validité de l'utilisation de colliers pour estimer les taux de braconnage, une approche commune utilisée dans de nombreuses études [61,69,70,93,95,96]. Par conséquent, l'estimation du taux de mortalité en général et du taux de braconnage en particulier, ainsi que ses conséquences dans la population Scandinave, basée sur les individus munis de colliers [69,70], pourrait avoir été sous-estimée. Une troisième explication pourrait être un biais dans notre échantillon de loups munis d'un collier, car ceux-ci sont généralement capturés au cours de la seconde moitié de la saison de surveillance, alors que l'échantillonnage de l'ADN des loups non munis d'un collier peut être effectué au cours de la première moitié de la saison de surveillance. Dans ce scénario, les loups munis d'un collier peuvent être ceux qui ont eu un taux de survie plus élevé par rapport à ceux qui n'ont survécu que jusqu'à leur premier échantillonnage. Néanmoins, étant donné que nos résultats ont été obtenus à partir d'un nombre limité d'individus munis d'un collier (5% de l'échantillon total), il convient d'être prudent lors de l'interprétation des implications. Les recherches futures devraient en effet examiner plus en profondeur les conséquences sur la condition physique de l'installation de colliers sur les loups en comparant la proportion d'individus munis d'un collier avec le segment de la population qui n'en porte pas.

La tendance observée d'un **impact négatif** de la **consanguinité** sur la probabilité d'atteindre la reproduction s'aligne sur le rôle important de la diversité génétique pour la croissance et la persistance de la population [17]. Bien que la taille de l'effet soit plus faible, notre étude est conforme aux résultats précédents concernant l'impact négatif de la consanguinité sur la condition physique de la population de loups de Scandinavie [42,49,50,52,53]. La faible ampleur de l'effet peut avoir plusieurs causes sous-jacentes. Dans le cas d'un immigrant reproducteur, la meute s'est dissoute pour des raisons inconnues et aucun des descendants ne s'est reproduit. Dans un autre cas, la translocation humaine d'un couple, dont les deux parents étaient des immigrants, peut avoir affecté la probabilité de reproduction de leur

progéniture et aucun n'a réussi à se reproduire. Une autre raison potentielle de la faible relation avec la consanguinité peut être liée à l'interaction de la consanguinité avec les facteurs de stress environnementaux et anthropogéniques qui caractérisent la population de loups de Scandinavie. La consanguinité interagit souvent avec l'environnement, ce qui entraîne un désavantage plus important pour les individus consanguins dans des environnements stressants [97]. Les études menées dans des environnements moins stressants, caractérisés par exemple par plus de sources de nourriture et moins de compétition, peuvent fournir des résultats plus faibles et donc manquer de puissance statistique pour détecter les véritables effets de la dépression de consanguinité [97]. Dans la population de loups de Scandinavie, où le braconnage a constitué une menace plus importante que les causes naturelles [69,70], les individus consanguins peuvent subir des effets moins prononcés, l'impact du braconnage pouvant potentiellement éclipser les conséquences de la consanguinité au niveau de la population.

La tendance plus élevée à atteindre la reproduction pour les loups nés en Suède par rapport à la Norvège s'aligne sur notre hypothèse, qui est fondée sur l'acceptation sociale et légale présumée plus faible des loups en Norvège [13]. Bien qu'il n'y ait qu'une seule population de loups sur la péninsule Scandinave, les conflits autour des loups et de leur gestion sont différents en Suède et en Norvège, même si ces deux pays partagent de nombreuses caractéristiques sociales, culturelles et géographiques [98]. La Norvège a une zone géographique plus restreinte où les loups sont autorisés à se reproduire (5% contre 55% pour la Suède) ainsi qu'un **seuil de taille maximale** de la population plus bas avant que la population ne soit limitée par le contrôle humain [99]. **Cependant**, en ce qui concerne la taille de la population, nos données n'indiquent pas de différence dans la distribution des taux d'abattage entre les deux pays. Outre ces différences de stratégie de gestion, le braconnage des grands carnivores, y compris des loups, était mieux accepté en Norvège qu'en Suède dans une étude réalisée avant 2013 [13]. En fait, la Suède peut être décrite comme une **source** pour la partie Norvégienne de la population et la Norvège dépend de la Suède pour atteindre ses objectifs de gestion pour la conservation des loups [71,100]. Contrairement aux résultats précédents [72] et à notre hypothèse, la distance entre le territoire natal et les zones de non-reproduction n'a pas eu d'impact perceptible sur la probabilité d'atteindre la reproduction.

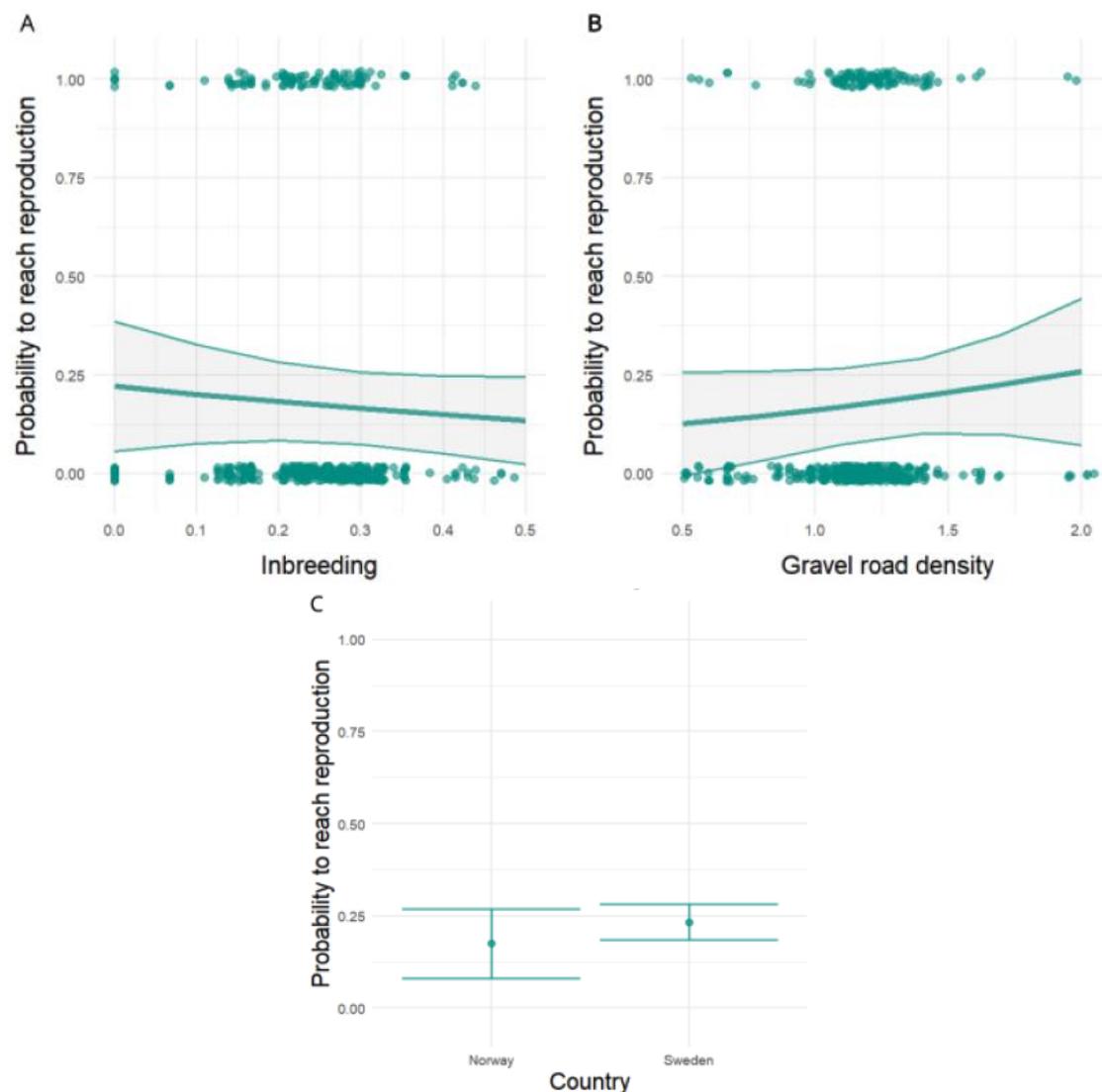
La tendance à une relation positive entre la probabilité d'atteindre la reproduction et la densité des routes de gravier pourrait correspondre à notre hypothèse selon laquelle les routes de gravier facilitent les déplacements des loups et les opportunités de prédation. Des densités plus élevées de routes de gravier peuvent conduire à des besoins énergétiques moindres pour le déplacement, ce qui pourrait affecter positivement l'état corporel des loups avant la dispersion, ce qui pourrait à son tour augmenter la probabilité de trouver un territoire ainsi qu'un partenaire et de se reproduire. Cette explication potentielle contraste avec l'**hypothèse alternative** selon laquelle des densités plus élevées de routes en gravier pourraient faciliter le braconnage et, par conséquent, réduire la probabilité que les loups atteignent le stade de la reproduction. En outre, l'absence de corrélation entre la probabilité d'atteindre la reproduction et la densité d'élans peut s'expliquer par la forte densité d'élans ou d'autres ongulés dans l'aire de répartition des loups en Scandinavie [64,79,101], qui ne représentent donc pas un facteur limitant pour la condition physique des loups. De même, le manque de

soutien pour un effet du sexe sur la probabilité d'atteindre la reproduction peut être lié à la nature monogame des loups avec pratiquement aucun divorce [102].

Il est reconnu que l'activité humaine exerce diverses influences sur les populations de loups en Europe, en influençant leur comportement [25,31], leur dynamique de population [70], leur génétique [103] et leur distribution [104,105]. En Scandinavie, le conflit avec l'homme pose des défis importants pour la conservation de la population de loups, car on estime que le braconnage représente jusqu'à la moitié de la mortalité totale des loups et limite fortement la croissance de la population [69]. Alors que nos résultats suggèrent que la densité humaine dans le territoire natal et le marquage au cours de la première année de vie ont une relation positive avec la probabilité d'atteindre la reproduction pour les loups, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour démêler les mécanismes à l'origine de ces associations. Ces recherches devraient éventuellement inclure l'environnement dans lequel se déroulent les étapes ultérieures de la vie mais précédant la première reproduction, c'est-à-dire la dispersion et l'établissement d'un territoire. En effet, les loups peuvent être philopatriques et rester dans leur habitat natal ou se disperser dans de nouveaux environnements, une décision qui peut avoir un impact sur leurs chances de survivre et de trouver un partenaire, ce qui affecte finalement leur probabilité d'atteindre la reproduction. Dans l'ensemble, en mettant l'accent sur le stade juvénile, nos résultats contribuent à notre compréhension de la façon dont les conditions de vie dans le territoire natal et les traits intrinsèques affectent la probabilité des loups d'atteindre la reproduction, mais soulignent également les défis de conservation des loups qui coexistent avec les humains dans des paysages de plus en plus anthropisés.

### **Éthique**

Toutes les procédures, y compris la capture, la manipulation et le marquage GPS des loups, ont respecté les exigences éthiques et ont été approuvées par le Conseil suédois d'éthique de l'expérimentation animale, permis no. C 281/6 et le Comité norvégien d'éthique de l'expérimentation animale (permis n° 2014/284738-1). Les données GPS ont été collectées dans le système de base de données Wireless Remote Animal Monitoring pour la validation et la gestion des données [106].



**Annexe 4.** Probabilité d'atteindre la reproduction en fonction **A)** du coefficient de consanguinité, **B)** de la densité des routes en gravier dans le territoire natal (km) et **C)** du pays de naissance. Les lignes indiquent les valeurs ajustées, avec l'intervalle de confiance à 95 % associé, à partir des estimations moyennes du modèle (tableau 3). Pour les panneaux A et B, le sexe a été maintenu constant à « Male », le collier à « No » et le pays de naissance à « Norway », et les coefficients des autres variables continues à leur moyenne. Les points dans les panneaux A et B correspondent aux points de données observés, où leurs positions sur l'axe des y représentent les résultats binaires réels de l'atteinte de la reproduction (0 ou 1)

## References

1. Brommer JE. 2000 The evolution of fitness in life-history theory. *Biol Rev Camb Philos Soc* **75**, 377–404. (doi:10.1017/s000632310000551x)
2. Stearns S. 1976 Life History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly review of biology* **51**, 3–47. (doi:10.1086/409052)

3. Garratt M, Lemaître J-F, Douhard M, Bonenfant C, Capron G, Warnant C, Klein F, Brooks RC, Gaillard J-M. 2015 High Juvenile Mortality Is Associated with Sex-Specific Adult Survival and Lifespan in Wild Roe Deer. *Current Biology* **25**, 759–763. (doi:10.1016/j.cub.2014.11.071)
4. Berger V, Lemaître J-F, Allainé D, Gaillard J-M, Cohas A. 2015 Early and adult social environments have independent effects on individual fitness in a social vertebrate. *Proc Biol Sci* **282**, 20151167. (doi:10.1098/rspb.2015.1167)
5. Gicquel M, East ML, Hofer H, Benhaiem S. 2022 Early-life adversity predicts performance and fitness in a wild social carnivore. *Journal of Animal Ecology* **91**, 2074–2086. (doi:10.1111/1365-2656.13785)
6. Lindström J. 1999 Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 343–348. (doi:10.1016/S0169-5347(99)01639-0)
7. Tung J, Archie EA, Altmann J, Alberts SC. 2016 Cumulative early life adversity predicts longevity in wild baboons. *Nat Commun* **7**, 11181. (doi:10.1038/ncomms11181)
8. Alaman A, Casas E, Arbelo M, Keynan O, Koren L. 2023 Living fast, dying young: anthropogenic habitat modification influences the fitness and life history traits of a cooperative breeder. , 2023.05.13.540639. (doi:10.1101/2023.05.13.540639)
9. Tuomainen U, Candolin U. 2011 Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biol Rev Camb Philos Soc* **86**, 640–657. (doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x)
10. Gittleman JL. 1986 Carnivore Life History Patterns: Allometric, Phylogenetic, and Ecological Associations. *The American Naturalist* **127**, 744–771. (doi:10.1086/284523)
11. Di Minin E, Slotow R, Hunter LTB, Montesino Pouzols F, Toivonen T, Verburg PH, Leader-Williams N, Petracca L, Moilanen A. 2016 Global priorities for national carnivore conservation under land use change. *Sci Rep* **6**, 23814. (doi:10.1038/srep23814)
12. Chapron G *et al.* 2014 Recovery of large carnivores in Europe’s modern human-dominated landscapes. *Science* **346**, 1517–1519. (doi:10.1126/science.1257553)
13. Gangaas KE, Kaltenborn BP, Andreassen HP. 2013 Geo-Spatial Aspects of Acceptance of Illegal Hunting of Large Carnivores in Scandinavia. *PLOS ONE* **8**, e68849. (doi:10.1371/journal.pone.0068849)
14. Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjärvall A. 2001 The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Can. J. Zool.* **79**, 710–725. (doi:10.1139/z01-029)
15. Morehouse AT, Boyce MS. 2017 Troublemaking carnivores: conflicts with humans in a diverse assemblage of large carnivores. *Ecology and Society* **22**.
16. Kardos M *et al.* 2018 Genomic consequences of intensive inbreeding in an isolated wolf population. *Nat Ecol Evol* **2**, 124–131. (doi:10.1038/s41559-017-0375-4)
17. Kardos M, Armstrong EE, Fitzpatrick SW, Hauser S, Hedrick PW, Miller JM, Tallmon DA, Funk WC. 2021 The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**, e2104642118. (doi:10.1073/pnas.2104642118)

18. Khan A *et al.* 2021 Genomic evidence for inbreeding depression and purging of deleterious genetic variation in Indian tigers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**, e2023018118. (doi:10.1073/pnas.2023018118)
19. Milleret C *et al.* 2019 Testing the influence of habitat experienced during the natal phase on habitat selection later in life in Scandinavian wolves. *Sci Rep* **9**, 6526. (doi:10.1038/s41598-019-42835-1)
20. Rich LN, Mitchell MS, Gude JA, Sime CA. 2012 Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. *Journal of Mammalogy* **93**, 722–731. (doi:10.1644/11-MAMM-A-079.2)
21. Mech LD, Fritts SH, Radde GL, Paul WJ. 1988 Wolf Distribution and Road Density in Minnesota. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **16**, 85–87.
22. Kaartinen S, Kojola I, Colpaert A. 2005 Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 523–532.
23. Mech LD. 1989 Wolf Population Survival in an Area of High Road Density. *The American Midland Naturalist* **121**, 387–389. (doi:10.2307/2426043)
24. Person DK, Russell AL. 2008 Correlates of Mortality in an Exploited Wolf Population. *The Journal of Wildlife Management* **72**, 1540–1549. (doi:10.2193/2007-520)
25. Zimmermann B, Nelson L, Wabakken P, Sand H, Liberg O. 2014 Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology* **25**, 1353–1364. (doi:10.1093/beheco/aru134)
26. Whittington J, St. Clair CC, Mercer G. 2005 Spatial Responses of Wolves to Roads and Trails in Mountain Valleys. *Ecological Applications* **15**, 543–553. (doi:10.1890/03-5317)
27. Musiani M, Okarma H, Jędrzejewski W. 1998 Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Acta Theriol.* **43**, 409–416. (doi:10.4098/AT.arch.98-51)
28. Barja I, de Miguel FJ, Bárcena F. 2004 The importance of crossroads in faecal marking behaviour of the wolves (*Canis lupus*). *Naturwissenschaften* **91**, 489–492. (doi:10.1007/s00114-004-0557-1)
29. James ARC, Stuart-Smith AK. 2000 Distribution of Caribou and Wolves in Relation to Linear Corridors. *The Journal of Wildlife Management* **64**, 154–159. (doi:10.2307/3802985)
30. Eriksen A *et al.* 2009 Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecol Res* **24**, 547–557. (doi:10.1007/s11284-008-0525-x)
31. Theuerkauf J, Jędrzejewski W, Schmidt K, Gula R. 2003 Spatiotemporal Segregation of Wolves from Humans in the Białowieża Forest (Poland). *The Journal of Wildlife Management* **67**, 706–716. (doi:10.2307/3802677)
32. Theuerkauf J, Rouys S, Jędrzejewski W. 2003 Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Białowieża Forest, Poland. *Can. J. Zool.* **81**, 163–167. (doi:10.1139/z02-190)

33. Monaghan P. 2007 Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**, 1635–1645. (doi:10.1098/rstb.2007.0011)
34. Haber GC. 1977 Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. University of British Columbia. (doi:10.14288/1.0094168)
35. Nelson ME, Mech LD. 1986 Relationship between Snow Depth and Gray Wolf Predation on White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management* **50**, 471–474. (doi:10.2307/3801108)
36. Wikenros C, Sand H, Wabakken P, Liberg O, Pedersen HC. 2009 Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriol* **54**, 207–218. (doi:10.4098/j.at.0001-7051.082.2008)
37. Huggard DJ. 1993 Effect of Snow Depth on Predation and Scavenging by Gray Wolves. *The Journal of Wildlife Management* **57**, 382–388. (doi:10.2307/3809437)
38. Kunkel KE, Pletscher DH, Boyd DK, Ream RR, Fairchild MW. 2004 Factors correlated with foraging behavior of wolves in and near Glacier national park, Montana. *wild* **68**, 167–178. (doi:10.2193/0022-541X(2004)068[0167:FCWFBO]2.0.CO;2)
39. Mech L, Boitani L. 2003 Wolf Social Ecology. *USGS Northern Prairie Wildlife Research Center*
40. Hurford A, Hebblewhite M, Lewis MA. 2006 A spatially explicit model for an Allee effect: Why wolves recolonize so slowly in Greater Yellowstone. *Theoretical Population Biology* **70**, 244–254. (doi:10.1016/j.tpb.2006.06.009)
41. Stenglein JL, Deelen TRV. 2022 Correction: Demographic and Component Allee Effects in Southern Lake Superior Gray Wolves. *PLOS ONE* **17**, e0269290. (doi:10.1371/journal.pone.0269290)
42. Wikenros C, Gicquel M, Zimmermann B, Flagstad Ø, Åkesson M. 2021 Age at first reproduction in wolves: different patterns of density dependence for females and males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **288**, 20210207. (doi:10.1098/rspb.2021.0207)
43. Keller LF, Waller DM. 2002 Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 230–241. (doi:10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
44. Amos W, Worthington Wilmer J, Fullard K, Burg TM, Croxall JP, Bloch D, Coulson T. 2001 The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proc. R. Soc. B* **268**, 2021–2027. (doi:10.1098/rspb.2001.1751)
45. Randi E. 2011 Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal Review* **41**, 99–111. (doi:10.1111/j.1365-2907.2010.00176.x)
46. Trask AE, Ferrie GM, Wang J, Newland S, Canessa S, Moehrenschrager A, Laut M, Duenas LB, Ewen JG. 2021 Multiple life-stage inbreeding depression impacts demography and extinction risk in an extinct-in-the-wild species. *Sci Rep* **11**, 682. (doi:10.1038/s41598-020-79979-4)
47. Laikre L, Ryman N. 1991 Inbreeding Depression in a Captive Wolf (*Canis lupus*) Population. *Conservation Biology* **5**, 33–40. (doi:10.1111/j.1523-1739.1991.tb00385.x)
48. Fredrickson R, Hedrick P. 2002 Body size in endangered Mexican wolves: effects of inbreeding and cross-lineage matings. *Animal Conservation* **5**, 39–43. (doi:10.1017/S1367943002001051)

49. Liberg O, Andrén H, Pedersen H-C, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Bensch S. 2005 Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biology Letters* **1**, 17–20. (doi:10.1098/rsbl.2004.0266)
50. Åkesson M, Liberg O, Sand H, Wabakken P, Bensch S, Flagstad Ø. 2016 Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* **25**, 4745–4756. (doi:10.1111/mec.13797)
51. Huisman J, Kruuk LEB, Ellis PA, Clutton-Brock T, Pemberton JM. 2016 Inbreeding depression across the lifespan in a wild mammal population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**, 3585–3590. (doi:10.1073/pnas.1518046113)
52. Rääkkönen J, Bignert A, Mortensen P, Fernholm B. 2006 Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mammalian Biology* **71**, 65–73. (doi:10.1016/j.mambio.2005.12.002)
53. Rääkkönen J, Vucetich JA, Vucetich LM, Peterson RO, Nelson MP. 2013 What the Inbred Scandinavian Wolf Population Tells Us about the Nature of Conservation. *PLOS ONE* **8**, e67218. (doi:10.1371/journal.pone.0067218)
54. Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. 1985 Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* **313**, 131–133. (doi:10.1038/313131a0)
55. Kraemer S. 2000 The fragile male. *BMJ* **321**, 1609–1612. (doi:10.1136/bmj.321.7276.1609)
56. Kraus C, Mueller B, Meise K, Piedrahita P, Pörschmann U, Trillmich F. 2013 Mama's boy: sex differences in juvenile survival in a highly dimorphic large mammal, the Galapagos sea lion. *Oecologia* **171**, 893–903. (doi:10.1007/s00442-012-2469-7)
57. Bodey TW, Cleasby IR, Bell F, Parr N, Schultz A, Votier SC, Bearhop S. 2018 A phylogenetically controlled meta-analysis of biologging device effects on birds: Deleterious effects and a call for more standardized reporting of study data. *Methods in Ecology and Evolution* **9**, 946–955. (doi:10.1111/2041-210X.12934)
58. Milleret C, Bischof R, Dupont P, Brøseth H, Odden J, Mattisson J. 2021 GPS collars have an apparent positive effect on the survival of a large carnivore. *Biology Letters* **17**, 20210128. (doi:10.1098/rsbl.2021.0128)
59. Treves A, Langenberg JA, López-Bao JV, Rabenhorst MF. 2017 Gray wolf mortality patterns in Wisconsin from 1979 to 2012. *Journal of Mammalogy* **98**, 17–32. (doi:10.1093/jmammal/gyw145)
60. Schmidt JH, Johnson DS, Lindberg MS, Adams LG. 2015 Estimating demographic parameters using a combination of known-fate and open N-mixture models. *Ecology* **96**, 2583–2589. (doi:10.1890/15-0385.1)
61. Suutarinen J, Kojola I. 2017 Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation* **215**, 11–18. (doi:10.1016/j.biocon.2017.08.031)
62. Borg BL, Arthur SM, Bromen NA, Cassidy KA, McIntyre R, Smith DW, Prugh LR. 2016 Implications of Harvest on the Boundaries of Protected Areas for Large Carnivore Viewing Opportunities. *PLOS ONE* **11**, e0153808. (doi:10.1371/journal.pone.0153808)

63. Bischof R *et al.* 2020 Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proc Natl Acad Sci U S A* **117**, 30531–30538. (doi:10.1073/pnas.2011383117)
  64. Sand H, Vucetich JA, Zimmermann B, Wabakken P, Wikenros C, Pedersen HC, Peterson RO, Liberg O. 2012 Assessing the influence of prey—predator ratio, prey age structure and packs size on wolf kill rates. *Oikos* **121**, 1454–1463.
  65. Sand H, Wabakken P, Zimmermann B, Johansson Ö, Pedersen HC, Liberg O. 2008 Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates? *Oecologia* **156**, 53–64. (doi:10.1007/s00442-008-0969-2)
  66. Zimmermann B. 2014 Predatory behaviour of wolves in Scandinavia. Doctoral thesis. See <https://brage.inn.no/inn-xmlui/handle/11250/194207>.
  67. Di Bernardi C. 2022 Wolf feeding ecology in a multi-ungulate system – investigating the effect of individual predator traits and abundance of co-occurring species. Doctoral thesis. See <https://iris.uniroma1.it/handle/11573/1673887#>.
  68. Åkesson M, Svensson L, Flagstad Ø, Wabakken P, Frank J. 2022 Wolf monitoring in Scandinavia: evaluating counts of packs and reproduction events. *The Journal of Wildlife Management* **86**, e22206. (doi:10.1002/jwmg.22206)
  69. Liberg O, Chapron G, Wabakken P, Pedersen HC, Hobbs NT, Sand H. 2012 Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 910–915. (doi:10.1098/rspb.2011.1275)
  70. Liberg O, Suutarinen J, Åkesson M, Andrén H, Wabakken P, Wikenros C, Sand H. 2020 Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biological Conservation* **243**, 108456. (doi:10.1016/j.biocon.2020.108456)
- 
71. Bull J, Nilsen EB, Myrseth A, Milner-Gulland EJ. 2009 Survival on the Border: A Population Model to Evaluate Management Options for Norway's Wolves *Canis lupus*. *Wildlife Biology* **15**, 412–424. (doi:10.2981/08-010)
  72. Liberg O, Aronson Å, Brainerd S, Frank J, Pedersen H, Sand H, Wabakken P. 2010 The Recolonizing Scandinavian Wolf Population: Research and Management in Two Countries. pp. 175–206. (doi:10.2307/j.ctv6gqv3z.13)
  73. Eriksson T, Dalerum F. 2018 Identifying potential areas for an expanding wolf population in Sweden. *Biological Conservation* **220**, 170–181. (doi:10.1016/j.biocon.2018.02.019)
  74. Vilà C *et al.* 2003 Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proc Biol Sci* **270**, 91–97. (doi:10.1098/rspb.2002.2184)
  75. Milleret C, Dupont P, Åkesson M, Brøseth H, Kindberg J, Bischof R. 2021 Estimates of wolf density, abundance, and population dynamics in Scandinavia, 2012 - 2021. **30**.
  76. Nordli K, Wabakken P, Eriksen A, Sand H, Wikenros C, Maartmann E, Zimmermann B. 2023 Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. *Animal Behaviour* **197**, 155–167. (doi:10.1016/j.anbehav.2022.12.006)

77. Wabakken P, Sand H, Andreassen HP, Maartmann E, Flagstad Ö, Åkesson M, Liberg O, Wikenros C. 2015 Density-dependent dispersal distances of Scandinavian wolves. See <https://res.slu.se/id/publ/69917>.
78. Åkesson M, Svensson L. 2022 Sammanställning av släkträdets över den skandinaviska vargpopulationen fram till 2021. *Rapport från Viltskadecenter*
79. Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JDC, Rauset GR, Pedersen HC. 2013 Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* **173**, 813–825. (doi:10.1007/s00442-013-2668-x)
80. Ueno M, Solberg EJ, Iijima H, Rolandsen CM, Gangsei LE. 2014 Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway. *Ecosphere* **5**, art13. (doi:10.1890/ES13-00083.1)
81. In press. Observasjoner og værstatistikk - Seklima. See <https://seklime.met.no/> (accessed on 5 June 2023).
82. Pebesma E, Graeler B. 2023 gstat: Spatial and Spatio-Temporal Geostatistical Modelling, Prediction and Simulation.
83. Brooks M *et al.* 2024 glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder.
84. Fox J *et al.* 2023 car: Companion to Applied Regression.
85. Hartig F, Lohse L. 2022 DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models.
86. Bartoń K. 2024 MuMIn: Multi-Model Inference.
87. Mladenoff DJ, Sickley TA, Haight RG, Wydeven AP. 1995 A Regional Landscape Analysis and Prediction of Favorable Gray Wolf Habitat in the Northern Great Lakes Region. *Conservation Biology* **9**, 279–294. (doi:10.1046/j.1523-1739.1995.9020279.x)
88. Oakleaf JK *et al.* 2006 Habitat Selection by Recolonizing Wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States. *The Journal of Wildlife Management* **70**, 554–563. (doi:10.2193/0022-541X(2006)70[554:HSBRWI]2.0.CO;2)
89. Bateman PW, Fleming PA. 2012 Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology* **287**, 1–23. (doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x)
90. Lesmerises F, Dussault C, St-Laurent M-H. 2012 Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management* **276**, 125–131. (doi:10.1016/j.foreco.2012.03.025)
91. Llana L, López-Bao JV, Sazatornil V. 2012 Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. *Diversity and Distributions* **18**, 459–469. (doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00869.x)
92. Dellinger JA, Proctor C, Steury TD, Kelly MJ, Vaughan MR. 2013 Habitat selection of a large carnivore, the red wolf, in a human-altered landscape. *Biological Conservation* **157**, 324–330. (doi:10.1016/j.biocon.2012.09.004)

93. Suutarinen J, Kojola I. 2018 One way or another: predictors of wolf poaching in a legally harvested wolf population. *Animal Conservation* **21**, 414–422. (doi:10.1111/acv.12409)
94. Skogen K, Krange O. 2003 A Wolf at the Gate: The Anti-Carnivore Alliance and the Symbolic Construction of Community. *Sociologia Ruralis* **43**, 309–325. (doi:10.1111/1467-9523.00247)
95. Treves A, Artelle KA, Darimont CT, Parsons DR. 2017 Mismeasured mortality: correcting estimates of wolf poaching in the United States. *Journal of Mammalogy* **98**, 1256–1264. (doi:10.1093/jmammal/gyx052)
96. Santiago-Ávila FJ, Treves A. 2022 Poaching of protected wolves fluctuated seasonally and with non-wolf hunting. *Sci Rep* **12**, 1738. (doi:10.1038/s41598-022-05679-w)
97. Fox CW, Reed DH. 2011 Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution* **65**, 246–258. (doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01108.x)
98. Krange O, Sandström C, Tangeland T, Ericsson G. 2017 Approval of Wolves in Scandinavia: A Comparison Between Norway and Sweden. *Society & Natural Resources* **30**, 1127–1140. (doi:10.1080/08941920.2017.1315652)
99. Sollund R. 2020 Wildlife Management, Species Injustice and Ecocide in the Anthropocene. *Crit Crim* **28**, 351–369. (doi:10.1007/s10612-019-09469-1)
100. Eriksen A *et al.* 2020 *Assessment of the Norwegian part of the Scandinavian wolf population, phase 1: Workshop summary.*
101. Sand H, Eklund A, Zimmermann B, Wikenros C, Wabakken P. 2016 Prey Selection of Scandinavian Wolves: Single Large or Several Small? *PLOS ONE* **11**, e0168062. (doi:10.1371/journal.pone.0168062)
102. Sand H, Liberg O, Wikenros C, Åkesson M, Zimmermann B, Wabakken P. 2022 Spatial dynamics in the Scandinavian wolf population.
103. Frank SC, Pelletier F, Kopatz A, Bourret A, Garant D, Swenson JE, Eiken HG, Hagen SB, Zedrosser A. 2021 Harvest is associated with the disruption of social and fine-scale genetic structure among matrilineal lines of a solitary large carnivore. *Evolutionary Applications* **14**, 1023–1035. (doi:10.1111/eva.13178)
104. Ripple WJ *et al.* 2014 Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* **343**, 1241484. (doi:10.1126/science.1241484)
105. Recio MR, Singer A, Wabakken P, Sand H. 2020 Agent-based models predict patterns and identify constraints of large carnivore recolonizations, a case study of wolves in Scandinavia. *Biological Conservation* **251**, 108752. (doi:10.1016/j.biocon.2020.108752)
106. Dettki H, Ericsson G, Giles T, Norrsken-Ericsson M. 2013 Wireless Remote Animal Monitoring (WRAM) - A new international database e-infrastructure for telemetry sensor data from fish and wildlife. In *Proceedings Etc 2012: Convention for Telemetry, Test Instrumentation and Telecontrol*,
107. Bensch S, Andrén H, Hansson B, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Liberg O. 2006 Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. *PLOS ONE* **1**, e72. (doi:10.1371/journal.pone.0000072)