

Modèles et déterminants de la mortalité chez les loups gris (*Canis lupus*)

Mammal Review



REVIEW OPEN ACCESS

Patterns and Determinants of Mortality in Grey Wolves (*Canis lupus*)

Ana Morales-González¹  | Héctor Ruiz-Villar² | Mario Quevedo³ | Alberto Fernández-Gil¹ | Maria Paniw¹ | Eloy Revilla¹

¹Department of Conservation Biology and Global Change, Doñana Biological Station-CSIC, Sevilla, Spain | ²Area of Zoology, Department of Biodiversity and Environmental Management, Faculty of Biology and Environmental Science, University of León, León, Spain | ³Department of Organisms and Systems Biology, and Research Institute of Biodiversity (IMIB, UO-CSIC-PA), University of Oviedo, Oviedo, Spain

Correspondence: Ana Morales-González (moralesglezana@gmail.com)

Received: 8 April 2025 | Revised: 8 August 2025 | Accepted: 14 August 2025

Funding: This work was supported by Spanish Ministry of Science and Innovation and Universities (CGL2017-83045-R, PRE2018-086102, RYC2021-033192-I, JDC2023-050355-I) and Junta de Andalucía, Consejería de Universidad, Investigación e Innovación (QUAL21 020 EBD).

Résumé

Contexte : Il est essentiel de comprendre la mortalité pour prédire la dynamique des populations animales, en particulier pour les espèces à longue durée de vie soumises à une pression humaine généralisée. C'est le cas du loup gris (*Canis lupus*), mais les études locales fournissent une vision incomplète des schémas et des déterminants de ce processus.

Objectifs et méthodes : Nous avons procédé à une revue systématique de la littérature existante sur la mortalité du loup gris dans toute l'aire de répartition de l'espèce (c'est-à-dire la majeure partie de l'hémisphère nord) afin d'identifier les schémas globaux et les différences potentielles entre les continents.

Les études ont été analysées en fonction du type d'informations fournies, notamment les taux de mortalité, la proportion d'individus morts par cause et les déterminants naturels et humains de la mortalité.

Résultats et discussion : Nous avons constaté des taux de mortalité annuels minimaux élevés chez les loups ($0,31 \pm 0,18$), par rapport à ceux signalés en cas de faible persécution humaine ($<0,2$). La plupart des décès étaient liés à des activités humaines, principalement des abattages délibérés (légaux et illégaux) ($60 \% \pm 25\%$). L'Europe a signalé un pourcentage plus élevé de décès liés à l'activité humaine ($86 \% \pm 14\%$) que l'Amérique du Nord ($66\% \pm 24\%$). Cela s'explique probablement par des pressions anthropiques plus élevées en Europe et par des différences dans les méthodes de détection des carcasses entre les continents (récupération opportuniste en Europe *vs* suivi des loups équipés de colliers en Amérique du Nord). **Cependant**, le manque de données provenant de régions à faible influence humaine (par exemple, l'Arctique et les déserts) limite notre compréhension de la dynamique naturelle de la mortalité chez cette espèce. Nous avons constaté que de nombreuses variables individuelles, sociales et environnementales déterminent les valeurs de mortalité, et notre perspective globale nous a permis de démêler les débats de longue date sur l'écologie des grands carnivores, notamment en soutenant l'hypothèse selon laquelle la mortalité causée par l'homme et la mortalité naturelle sont additives.

Conclusion : Notre étude fournit un cadre de référence et un ensemble de données mondiales standardisées pour orienter les futures recherches et l'élaboration de politiques sur la conservation des grands carnivores, en soulignant le risque accru de mortalité pour les

loups vivant aux côtés des humains, une question qui peut être particulièrement négligée à mesure que les populations s'étendent.

Mots clés : paysages dominés par l'homme, conflit entre l'homme et la faune sauvage, chasse, grands carnivores, braconnage

1. INTRODUCTION

La mortalité façonne la dynamique de toutes les populations d'animaux sauvages (Crone 2001 ; Moore et al. 2023 ; Nisi et al. 2023). Lorsque les décès dépassent les prévisions naturelles, ils peuvent entraîner des tendances démographiques négatives menant à l'extinction (Benson et al. 2020 ; Ash et al. 2022), réduire la diversité génétique (Jackson et Fahrig 2011) et perturber des processus démographiques clés tels que la reproduction (Wielgus et Bunnell 2000 ; Dahl et al. 2012 ; Paniw et al. 2019) et la dispersion (Morales-González et al. 2022). Cela peut à son tour entraver le fonctionnement écologique des espèces, en particulier celles dont les taux de mortalité sont naturellement faibles (Kuijper et al. 2016 ; Ordiz et al. 2013). Comprendre l'ampleur et les **sources** de mortalité est un défi mondial urgent, essentiel pour prédire avec précision la dynamique des populations et prendre des décisions de gestion fondées sur des preuves (Loss et al. 2012 ; Darimont et al. 2015 ; Hill et al. 2019).

Dans un monde soumis à des pressions humaines croissantes, les espèces sont confrontées à des risques de mortalité directs et indirects liés aux activités humaines (Di Marco et al. 2015). Par exemple, la modification des habitats liée à l'exploitation des ressources (Crooks et al. 2017), l'introduction d'espèces envahissantes (Pysek et al. 2020) et la persécution directe des espèces soumises à des conflits entre l'homme et la faune sauvage (Woodroffe 2000 ; Yusefi et al. 2022 ; Bond et al. 2023) sont considérées comme les principales menaces pour la faune sauvage à l'échelle mondiale.

Outre les causes liées à l'activité humaine, les facteurs naturels de mortalité varient selon les espèces (Snyder-Mackler et al. 2020). Chez les espèces vivant en groupe, la survie des individus dépend généralement de facteurs liés à la capacité du groupe à trouver de la nourriture, à élever ses petits et à défendre son territoire (Alexander 1974). **Les interactions sociales complexes et la répartition des rôles entre les membres du groupe entraînent une grande complexité des schémas de mortalité** (Snyder-Mackler et al. 2020). Par exemple, la mort d'un des reproducteurs ou une réduction significative de la taille du groupe pendant la saison de reproduction peut compromettre la survie de la progéniture (Borg et al. 2015). La taille du groupe influence également les stratégies d'utilisation de l'espace (par exemple, la distance moyenne parcourue et les niveaux de glucocorticoïdes), ce qui affecte l'état de santé et le risque de mortalité (Markham et al. 2015).

D'autre part, la proximité sociale peut entraîner une transmission rapide des agents pathogènes et une mortalité due à des épidémies (Kappeler et al. 2015), et les particularités du statut social et des catégories d'âge peuvent entraîner des taux de mortalité différents (Snyder-Mackler et al. 2020).

Le loup gris *Canis lupus* est une espèce de canidé social structurée en groupes familiaux appelés meutes, qui se composent généralement d'un couple reproducteur (l'unité sociale de

base) et de leur progéniture annuelle, bien qu'ils puissent inclure des descendants de plusieurs années et, rarement, plus d'un couple reproducteur (Tallian et al. 2023). Les petits se dispersent souvent à la maturité sexuelle pour former de nouvelles meutes ou rejoindre des meutes existantes (Morales-González et al. 2022). Le loup est également un grand carnivore qui s'attaque parfois au bétail et qui est souvent considéré comme un concurrent des humains pour les espèces gibiers (Graham et al. 2005). Cela a alimenté une hostilité profondément enracinée envers l'espèce dans l'histoire et la culture humaines (du moins dans la culture occidentale à l'époque historique **récente**, de sorte qu'il y a eu couramment une intention d'augmenter leur taux de mortalité, contrairement à d'autres espèces où la mortalité liée à l'homme est involontaire (Wolf et Ripple 2017). Au cours du XIX^{ème} siècle, les loups ont été éradiqués de nombreuses parties de leur ancienne aire de répartition qui s'étendait à travers l'hémisphère nord, ne persistant que dans les zones peu accessibles à l'homme (Paquet et Carbyn 2003). Bien qu'ils aient remarquablement recolonisé des zones où la présence humaine est répandue au cours des dernières décennies et que la plupart des populations soient actuellement en augmentation (Chapron et al. 2014 ; Kaczensky et al. 2024), de nombreuses populations restent soumises à des mesures de gestion létales (abattage, chasse et prélèvement) et à des niveaux élevés d'abattages illégaux (Creel et Rotella 2010 ; Tallian et al. 2023), ce qui peut avoir des effets néfastes sur la persistance des populations (Nowak et Mystajek 2017).

Malgré la grande disponibilité d'informations dans la littérature scientifique sur la mortalité des loups (Person et Russell 2008 ; Ausband, Mitchell, Stansbury, et al. 2017 ; Barber-Meyer et al. 2021), ces informations sont dispersées et sans lien entre elles dans la littérature, ce qui rend difficile la compréhension complète de la manière dont les facteurs **humains** et **naturels** influencent les schémas de mortalité. Les informations proviennent de zones d'étude très différentes en termes de configuration du paysage, de pressions humaines et de densité de loups, entre autres facteurs. **En outre**, l'utilisation de différentes technologies de surveillance et analyses statistiques influence les résultats. Par exemple, elles peuvent introduire une variabilité dans les estimations démographiques, ce qui peut entraver les comparaisons entre les études (Morales-González et al. 2022).

Pour identifier les schémas généraux et les déterminants de la mortalité des loups, nous devons synthétiser et fournir une évaluation critique de toutes les informations disponibles dans leur ensemble. Il est intéressant de noter que des différences à l'échelle continentale peuvent également apparaître, comme cela a été documenté pour la reproduction des ours bruns (*Ursus arctos*), où une histoire plus longue de persécution en Europe pourrait expliquer leurs portées plus importantes (Zedrosser et al. 2011). Il est indispensable de fournir un **cadre mondial** sur les processus de mortalité des loups afin de quantifier les coûts de la cohabitation avec les humains pour un grand carnivore, de contextualiser la tendance actuelle à l'expansion des populations de loups (Kaczensky et al. 2024) et d'améliorer les modèles de projection des populations, ce qui nous permettra de hiérarchiser les mesures de gestion et de conservation (Urban et al. 2016).

Nous présentons ici une synthèse de la littérature existante sur la mortalité des loups gris avec les objectifs suivants : identifier **(i)** les biais spatiaux potentiels dans la recherche sur la mortalité des loups ; **(ii)** la variabilité existante des taux de mortalité annuels à l'échelle mondiale, les différences potentielles entre l'Amérique du Nord et l'Europe, et les différences

existantes entre les individus et entre les catégories d'âge ; (iii) la variabilité existante de la proportion d'individus morts par cause à l'échelle mondiale, et les différences potentielles entre l'Amérique du Nord et l'Europe ; (iv) l'ensemble des déterminants naturels et humains (c'est-à-dire les facteurs influents) de la mortalité, et l'effet que chacun d'entre eux a sur la mortalité ; et (v) les lacunes dans les connaissances et les besoins futurs en matière de recherche.

2. METHODES

Nous avons procédé à une revue systématique de la littérature sur la mortalité du loup gris dans toute son aire de répartition. Nous avons suivi des procédures similaires à celles utilisées dans une revue précédente sur la dispersion du loup gris (Morales-González et al. 2022). Nous avons localisé des études à l'aide de la base de données Scopus d'Elsevier et de plusieurs termes représentant différents paramètres de la démographie du loup gris, y compris la mortalité : (« *loup gris* » OU « *Canis lupus* ») ET (« démographie » OU « démographique » OU « population » OU « densité » OU « abondance » OU « survie » OU « survivre » OU « mortalité » OU « mourir » OU « reproduction » OU « reproductif » OU « se reproduire » OU « mouvement » OU « se déplacer » OU « dispersion » OU « émigration » OU « immigration » OU « solitaire » OU « seul » OU « accouplement » OU « grossesse » OU « naissance » OU « mise bas » OU « reproduction » OU « rendez-vous » OU « maturité » OU « recrutement » OU « domaine vital » OU « zone centrale » OU « taille de la portée » OU « taille de la meute » OU « collier » OU « télémétrie »). Nous n'avons examiné que les études dans lesquelles les auteurs faisaient référence à l'espèce étudiée sous le nom de *Canis lupus*, évitant ainsi le débat taxonomique entourant d'autres canidés ressemblant au loup (voir Von Holdt et al. 2016). Une première recherche a été effectuée sur le titre, les mots-clés et le résumé d'articles en anglais publiés avant 2020. Nous avons trié les résultats de la recherche par pertinence (c'est-à-dire les articles qui correspondaient le mieux aux mots recherchés) et avons examiné les 250 études les plus pertinentes. La même recherche a été effectuée pour la période allant de janvier 2020 à octobre 2024 et, dans ce cas, tous les articles obtenus ont été examinés. Nous avons également recherché la bibliographie fournie dans la section des références de tous les articles récupérés (Morales-González et al. 2022). Cela comprenait la littérature grise précédemment citée, que nous n'avons pas exclue car elle peut contenir des informations précieuses qui ne se trouvent pas dans les articles évalués par des pairs.

Les publications contenant des informations sur la mortalité ont été conservées, classées et examinées en fonction du type d'informations qu'elles contenaient : (1) taux de mortalité ; (2) proportion de personnes décédées par cause ; et (3) déterminants naturels et humains de la mortalité (c'est-à-dire tout facteur naturel ou humain influençant la mortalité). Les publications traitant de plusieurs sujets ont été incluses dans plusieurs catégories. Toutes les publications retenues sont répertoriées dans le Tableau S1, celles correspondant à la littérature grise ($n = 4$) étant mises en évidence. Nous présentons une évaluation critique de toutes les informations recueillies.

2.1. Identification des biais spatiaux dans la recherche sur la mortalité

Afin d'identifier les biais spatiaux potentiels dans la recherche sur la mortalité des loups, nous avons enregistré pour chaque étude le nom des zones d'étude donné par les auteurs (ci-après dénommé « emplacement » ; par exemple, « Superior National Forest. Minnesota »). Pour les continents pour lesquels nous disposions d'informations provenant de plus de cinq études (à

savoir l'Amérique du Nord et l'Europe), nous avons représenté sur une carte continentale le nombre d'études situées dans les zones suivantes : l'ouest du Canada, l'est du Canada, l'Alaska, les États des Rocheuses et les États des Grands Lacs en Amérique du Nord ; et chacune des neuf populations décrites par Kaczensky et al. 2021 en Europe (c'est-à-dire le nord-ouest de la péninsule ibérique, les Alpes, la péninsule italienne, les Dinarides-Balkans, les Carpates, la Baltique, l'Europe centrale, la Scandinavie et la Carélie). Contrairement à l'Europe, la répartition des loups en Amérique du Nord est principalement continue, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de description de populations différentes. Nous avons précisé les emplacements attribués à chaque étude dans le Tableau S1.

2.2. Normalisation des données sur les taux de mortalité

Pour chaque étude, nous avons extrait les taux de mortalité annuels fournis par les auteurs. Si l'étude fournissait le taux de survie annuel, nous avons utilisé la valeur inverse. Pour les quelques études (<10 études) qui fournissaient le taux pour une période autre que annuelle, nous l'avons élevé à la valeur correspondante afin d'obtenir le taux annuel (par exemple, nous avons élevé les taux de survie mensuels à $\times 12$ pour obtenir les taux de survie annuels). Nous avons noté si le taux correspondait aux résidents, aux dispersés ou à un statut non spécifié, et s'il correspondait aux petits (loups < 12 mois), aux jeunes d'un an (12-24 mois), aux adultes (≥ 24 mois) ou à une classe d'âge non spécifiée. Pour chaque taux, nous avons conservé les informations relatives au lieu, à la période et à la méthodologie utilisée. Si une étude fournissait deux ou plusieurs taux qui différaient en fonction du lieu, de la période et/ou de la méthodologie utilisée, nous les avons tous conservés. Pour les **résidents**, les **petits** et les **adultes**, nous avons conservé plusieurs taux s'ils étaient fournis par statut spécifique (par exemple, reproducteurs et non reproducteurs), par intervalle mensuel (par exemple, de juin à décembre) et pour les loups sénescents parmi les adultes (c'est-à-dire les loups âgés de plus de 7 ans). Si l'étude fournissait des taux par toute autre classification (par exemple, par sexe ou par taille de groupe), par année ou par âge chez les adultes, nous avons utilisé la valeur moyenne. Si l'étude fournissait un taux global et des taux spécifiques au statut (ou/et à la classe d'âge), nous n'avons conservé que ces derniers. Nous avons classé la méthodologie utilisée par les auteurs pour obtenir chaque taux en : (i) la méthode Heisey-Fuller (Heisey et Fuller 1985), c'est-à-dire un estimateur de survie cumulatif simple où le taux de survie sur une unité de temps discrète, par exemple une journée, est déterminé à partir du nombre de décès par jour radio (nous avons également inclus les taux obtenus par la méthode analogue proposée par Trent et Rongstad 1974, qui utilise un modèle exponentiel par morceaux) ; (ii) la méthode de Kaplan-Meier (Kaplan et Meier 1958), qui diffère de celle de Heisey-Fuller en ce qu'elle tient compte du moment précis des décès pour définir la fonction de survie (Murray 2006) ; (iii) Les proportions, par exemple les proportions basées sur le nombre de petits recensés entre des dates spécifiques (Nowak et Mystajek 2016) et la proportion de loups surveillés qui sont morts par an (Treves, Langenberg, et al. 2017) ; (iv) Approches de modélisation, par exemple les risques proportionnels de Cox (O'Neil et al. 2017) ; et (v) Autres méthodes, par exemple les approches Lunn-McNeil (Murray et al. 2010) et Heisey-Patterson (Liberg et al. 2012).

Nous n'avons pas converti en taux annuels les chiffres fournis sous forme de proportion de loups surveillés morts au cours d'une période d'étude donnée, car le nombre de loups surveillés et morts chaque année était inconnu. Nous fournissons les données brutes et normalisées par étude dans le Tableau S2.

2.3. Normalisation des données sur la proportion d'individus morts par cause

Pour chaque étude, nous avons pris en compte le nombre total de loups morts connus et avons reclassé les causes de mortalité documentées. Nous avons procédé à une première reclassification en trois grandes causes de mortalité : humaine, naturelle et inconnue. Lorsque les informations étaient disponibles, nous avons procédé à une deuxième reclassification des causes humaines et naturelles dans les sous-catégories suivantes : causes humaines en **légales** (c'est-à-dire tout moyen de persécution mortelle autorisé par la législation, comme la chasse légale et le contrôle des individus par les autorités), **illégal** (c'est-à-dire tout moyen de persécution mortelle non autorisé par la législation, comme les tirs et l'empoisonnement illégaux), **véhicules** (c'est-à-dire les décès par collision avec des voitures et des trains) et autres causes humaines (c'est-à-dire les décès accidentels résultant de captures scientifiques et de lignes électriques) ; et les causes naturelles en **maladies** et **famine** (par exemple, rage, gale, parvovirus et malnutrition), **agressions intraspécifiques** (c'est-à-dire les loups tués par d'autres loups) et autres causes naturelles (par exemple, avalanches, tueries interspécifiques et noyades). Pour chaque étude, nous avons ensuite calculé la proportion de loups morts dans chaque catégorie et sous-catégorie. Nous n'avons attribué la valeur 0 à une catégorie/sous-catégorie que lorsque l'étude nous permettait de le faire en toute confiance (par exemple, toutes les causes documentées ont été reclassées dans une sous-catégorie et nous avons attribué la valeur 0 à celles qui restaient vides). Si aucune information n'était disponible pour une catégorie/sous-catégorie et ne pouvait être déduite comme indiqué précédemment, nous avons laissé la case vide (par exemple, si les auteurs ne fournissaient que la proportion de loups morts par agression intraspécifique, nous avons laissé la case vide pour toutes les catégories et le reste des sous-catégories). Pour chaque étude, nous avons conservé les informations sur le lieu, la période et le type de surveillance des loups morts.

Nous avons effectué plusieurs saisies par étude si celle-ci précisait les informations pour différents lieux, périodes et/ou types de surveillance. Si l'étude fournissait les informations dans une autre classification (par exemple, par sexe), nous avons fusionné les données (si le nombre brut d'individus n'était pas disponible, nous avons utilisé la proportion moyenne). Nous avons classé le type de surveillance des loups morts en deux catégories : **suivi par radio et/ou GPS** (c'est-à-dire que la détection de la mortalité reposait sur le suivi par radio et/ou GPS des loups équipés d'un collier), **opportuniste** (c'est-à-dire que la détection de la mortalité reposait sur des rencontres fortuites et/ou sur le signalement d'individus tués légalement, ou sur les deux méthodes combinées). Nous fournissons les données brutes et normalisées par étude dans le Tableau S3.

2.4. Normalisation des données sur les déterminants naturels et humains de la mortalité

Nous avons retenu les études qui analysaient statistiquement l'effet des facteurs individuels (par exemple, l'âge et le sexe), **sociaux** (par exemple, la densité intraspécifique et la perte de reproducteurs) et/ou **environnementaux** (naturels et humains ; par exemple, la densité interspécifique et le braconnage, respectivement) sur la mortalité. Pour chaque étude, nous avons enregistré l'effet de chaque déterminant potentiel sur chaque variable de réponse de mortalité, ainsi que le lieu et la période de l'étude. Pour les **variables catégorielles**, nous avons enregistré les niveaux inclus et leurs effets tels que fournis par les auteurs, par exemple l'effet de chaque niveau par rapport aux autres et le niveau qui présentait la mortalité la plus

élevée. Si l'étude indiquait que l'effet s'appliquait à un sous-ensemble spécifique (par exemple, une certaine classe d'âge, une saison et une méthodologie utilisées), nous avons conservé ces informations. Nous avons reclassé la variable de réponse de mortalité en mortalité globale, humaine globale, légale, illégale, liée aux véhicules, naturelle globale, agression intraspécifique et maladie (voir les définitions ci-dessus). Si différents déterminants étaient des indicateurs d'une propriété commune (par exemple, les prairies et les habitats de muskeg sont des indicateurs d'habitats ouverts, et la densité humaine et la distance par rapport aux zones peuplées sont des indicateurs de la présence humaine), nous avons reclassé le déterminant comme propriété commune. Nous avons exclu les analyses dans lesquelles la variable de réponse de mortalité comprenait deux causes de mortalité ou d'autres causes que celles mentionnées ci-dessus, ainsi que les analyses dans lesquelles le déterminant était trop spécifique (par exemple, la sinuosité des routes). Pour chaque déterminant potentiel, nous avons obtenu le pourcentage d'effets enregistrés comme positifs, négatifs et nuls, et avons conservé le pourcentage des effets prédominants. Nous fournissons les données brutes et normalisées par étude dans le tableau S4 (en indiquant les analyses qui ont été exclues).

2.5. Analyse statistique

Nous avons effectué des comparaisons par paires afin de tester les différences significatives entre : (i) le taux annuel de mortalité entre l'Amérique du Nord et l'Europe ; (ii) le taux annuel de mortalité entre les statuts (résidents non-louveteaux *vs.* disperseurs) ; (iii) le taux annuel de mortalité entre les classes d'âge (louveteaux *vs.* yearlings et adultes) ; (iv) la proportion d'individus morts par ensemble de causes entre l'Amérique du Nord et l'Europe (c'est-à-dire les comparaisons multigroupes) ; (v) la proportion d'individus morts par cause entre l'Amérique du Nord et l'Europe ; et (vi) la proportion d'individus morts par cause entre l'Amérique du Nord et l'Europe.

Toutes sont des comparaisons à groupe unique, mais (iv) correspond à des comparaisons multi-groupes. Pour les comparaisons à groupe unique, nous avons effectué le test de Kruskal-Wallis suivi de procédures post hoc (packages stats et pgirmess dans le logiciel R ; Giraudoux 2024 ; R Core Team 2021). Pour les comparaisons multi-groupes, nous avons effectué une analyse de variance multivariée permutacionnelle en utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis (PERMANOVA, package vegan dans le logiciel R ; Oksanen et al. 2020). Nous avons fixé les niveaux de signification statistique à $<0,05$.

3. RESULTATS et DISCUSSION

3.1. Biais spatiaux dans la recherche sur la mortalité

Nous avons extrait les données sur la mortalité de 140 études (Figure 1 ; Tableau S1). La plupart d'entre elles ($N = 89$) provenaient d'Amérique du Nord, un nombre plus restreint mais non négligeable ($N = 47$) d'Europe et seulement trois d'Asie. Une autre étude (Brainerd et al. 2008) porte à la fois sur l'Amérique du Nord et l'Europe. En Amérique du Nord, les informations provenaient principalement de deux zones qui ont fait l'objet **d'études à long terme**, à savoir les montagnes Rocheuses des États-Unis ($N = 38$ études ; principalement le parc national de Yellowstone et ses environs après la réintroduction des loups en 1994) et les Grands Lacs des États-Unis ($N = 36$ études ; principalement la forêt nationale de Superior et l'île Royale). Ces zones, ainsi que l'Alaska ($N = 13$ études), constituent l'aire de répartition des loups aux États-Unis. **Cependant**, étant donné que les loups sont largement répandus au Canada, les informations sont très rares dans ce pays ($N = 11$ et $N = 9$ études dans l'ouest

et l'est du Canada, respectivement, principalement réalisées dans le sud de la Colombie-Britannique, de l'Alberta, de l'Ontario et du Québec, où vit la plupart de la population).

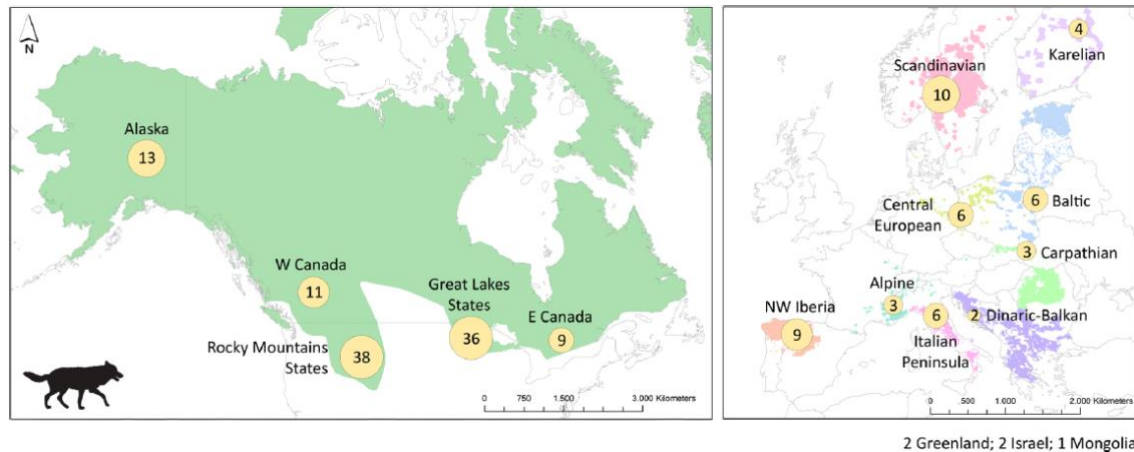


FIGURE 1. Localisation des études ayant fourni des données sur la mortalité des loups (jusqu'en octobre 2024 ; $N = 140$ études). Les cercles jaunes représentent le nombre d'études (la taille des cercles est proportionnelle au nombre d'études) dans différentes régions (détaillées sur la carte) d'Amérique du Nord (A) et d'Europe (B) dans l'aire de répartition de l'espèce (fond coloré). Pour l'Amérique du Nord, nous avons utilisé l'aire de répartition indiquée dans la Liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Boitani et al. 2018). Pour l'Europe, nous avons utilisé une version mise à jour par Kaczensky et al. 2021, et représenté par des couleurs différentes les neuf populations reconnues par les auteurs. Bien qu'elles ne soient pas représentées dans la figure, deux études ont fourni des données sur la mortalité des loups au Groenland, et trois études ont fourni des données sur la mortalité des loups en Asie (deux en Israël et une en Mongolie, respectivement). Nous avons localisé chaque étude dans la ou les zones pour lesquelles elle fournissait des informations. Les détails sur la localisation de chaque étude figurent dans le Tableau S1. Études : Adams et al. 2008 ; Almqvist et al. 2009, 2015 ; Alvares et al. 2000 ; Apollonio et al. 2004 ; Ausband et Mitchell 2021 ; Ausband et al. 2015 ; Ausband 2016, 2019, 2022 ; Ausband, Mitchell et Waits 2017 ; Ausband, Mitchell, Stansbury et al. 2017 ; Ballard et al. 1987, 1997 ; Bangs et al. 1998 ; Barber-Meyer et al. 2021 ; Barroso et al. 2016 ; Blanco et Cortés 2007, 2009 ; Borg et al. 2015, 2016 ; Boyd et Pletscher 1999 ; Boyd et al. 1995 ; Brainerd et al. 2008 ; Brandell et al. 2021 ; Caniglia et al. 2012 ; Cassidy et al. 2023, 2024 ; Chakrabarti et al. 2022 ; Chapron et al. 2016 ; Chavez et Gese 2006 ; Colino-Rabanal et al. 2011 ; Coulson et al. 2011 ; Creel et Rotella 2010 ; Creel et al. 2015 ; Crouse et al. 2022 ; Cubaynes et al. 2010, 2014 ; Fernández-Gil et al. 2016 ; Forbes 1995 ; Forbes et Theberge 1996 ; Forshner et al. 2004 ; Fritts et Mech 1981 ; Fritts et al. 1985 ; Fuller et al. 2003 ; Fuller 1989 ; Gehring et al. 2003 ; Gude et al. 2012 ; Harrington et al. 1983 ; Hayes et Harestad 2000 ; Hebblewhite et Whittington 2020 ; Hedrick et al. 2019 ; Hefner et Geffen 1999 ; Hill et al. 2022 ; Horne et al. 2019 ; Huber et al. 2002 ; Jedrzejewska et al. 1996 ; Jedrzejewski et al. 2005, 2007 ; Jimenez et al. 2017 ; Kaczensky et al. 2008 ; Kojola et al. 2006, 2009 ; Kuzyk et al. 2006 ; Liberg et al. 2005, 2008, 2012, 2020 ; Light et Fritts 1994 ; Llana et al. 2003 ; Llana et al. 2004 ; Lovari et al. 2007 ; MacNulty et al. 2009 ; Mancinelli et al. 2018 ; Marquard Petersen 2008, 2012 ; Marucco et al. 2009, 2012 ; Mech et Barber-Meyer 2017 ; Mech et Goyal 1993, 1995, 2011 ; Mech 1977, 1989 ; Messier 1985 ; Miller et al. 2022 ; Mitchell et al. 2008 ; Mörmér et al. 2005 ; Murray et al. 2010 ; Musto et al. 2021 ; Nakamura et al. 2021 ; Nowak et Mystajek 2016, 2017 ; Nowak et al. 2021 ; O'Neil et al. 2017 ; Oliynyk 2023 ; Parker et Luttich 1986 ; Person et Russell 2008 ; Peterson et Page 1988 ; Peterson et al. 1984 ; Peterson et al. 1998 ; Petracca et al. 2024 ; Planillo et al. 2024 ; Plaschke et al. 2021 ; Pletscher et al. 1997 ; Potvin 1988 ; Recio et al. 2018 ; Reichmann et Saltz 2005 ; Santiago-Ávila et Treves 2022 ; Santiago-Ávila et al. 2020 ; Scandura et al. 2011 ; Schmidt et al. 2015 ; Schmidt et al. 2017 ; Seal et al. 1975 ; Sells et al. 2021 ; Serrouya et al. 2017 ; Sidorovich et al. 2017 ; Smietana et Wajda 1997 ; Smith et Almqvist 2007 ; Smith et al. 2010 ; Smith et al. 2015 ; Stahler et al. 2013 ; Stenglein et al. 2018 ; Suba et al. 2021 ; Sunde et al. 2021 ; SunderRaj et al. 2022 ; Suutarinen et al. 2017, 2018 ; Theuerkauf et al. 2007 ; Thiel 1985 ; Treves et Louchouart 2022 ; Treves et al. 2021 ; Treves, Artelle, et al. 2017 ; Treves, Langenberg, et al. 2017 ; Turner et al. 2023 ; Van Ballenberghe et al. 1975 ; Vucetich et al. 1997 ; Wabakken et al. 2001 ; Webb et al. 2011 ; Wydeven et al. 2009

En Europe, les informations sont dispersées parmi les sous-populations de loups souvent très fragmentées, avec relativement peu de recherches (par rapport à l'aire de répartition de l'espèce) en Europe de l'Est ($N = 6$, 3 et 2 études sur les populations de loups de la Baltique, des Carpates et des Dinarides-Balkans, respectivement).

Les données sur la mortalité des loups font totalement défaut dans les régions reculées et peu peuplées de l'Arctique (c'est-à-dire le nord du Canada et de la Russie) et de Sibérie, ainsi que dans les pays en développement ou les régions en proie à des conflits armés, où la recherche sur la faune sauvage n'est pas une priorité, par exemple les pays du Moyen-Orient,

le Kazakhstan et la Mongolie. L'accessibilité limitée, le manque de financement et le risque élevé d'être impliqué dans des conflits politiques peuvent expliquer la rareté des études menées dans de telles situations (Watson et al. 2017 ; Christie et al. 2021). Dans les grands pays où les publications scientifiques sont nombreuses, comme la Russie et la Chine, il est possible que davantage d'informations existent, mais qu'elles ne soient pas disponibles en anglais et donc non détectées par notre recherche.

La collecte de données géographiquement plus homogènes nous permettrait de vérifier si l'économie d'un pays détermine les variations des processus de mortalité (Kojola et al. 2018). **De même**, l'obtention de données démographiques sur les loups dans les régions reculées est particulièrement pertinente, car elles serviraient de référence pour la dynamique naturelle des processus de mortalité dans les paysages les moins modifiés par l'homme. Par exemple, pour les comparer avec des zones fortement utilisées par les humains, comme le Danemark, qui a récemment été colonisé par les loups (Sunde et al. 2021). Les informations provenant des régions reculées (du nord) du Canada seraient également particulièrement utiles, car la dynamique des loups dans le sud du Canada et aux États-Unis dépend de la dynamique des loups (par exemple, les processus d'immigration et d'émigration) dans les zones adjacentes du nord du Canada (Creel et al. 2015 ; Morales-González et al. 2022). **De plus**, nous notons que la mise en œuvre et le maintien de projets de recherche à long terme sont essentiels pour acquérir les données nécessaires à l'obtention d'estimations et de déductions fiables sur les processus de mortalité (Franklin 1989).

3.2. Variation des taux de mortalité annuels

Nous avons extrait les données sur les taux de mortalité de 76 études (53 en Amérique du Nord, 21 en Europe et deux en Asie ; **Figure 2** ; Tableau S2). Le taux annuel mondial de mortalité était de 0,31 ($\pm 0,18$; médiane $\pm$ écart absolu médian), et nous n'avons constaté aucune différence entre l'Amérique du Nord ($0,3 \pm 0,15$) et l'Europe ($0,32 \pm 0,21$; $X^2 = 1,86$, $DF = 1$, $p = 0,17$). Ces taux sont plus élevés que ceux auxquels on pourrait s'attendre pour l'espèce dans des conditions naturelles. Nous ne disposons pas d'une telle valeur de référence (voir ci-dessus), mais nous savons que les taux sont souvent inférieurs à 0,2 dans les zones où la persécution directe est faible (par exemple, les zones sauvages non chassées des Grands Lacs, le parc national de Yellowstone et les zones de colonisation récente par l'espèce dans l'État de Washington, en Allemagne et dans les Alpes occidentales en Italie et en France ; Tableau S2). **De plus**, ces taux doivent être considérés comme des valeurs minimales, car la proportion de loups surveillés dont le sort est inconnu devrait être élevée ($0,35 \pm 0,292$ pour les dispersés ; Morales-González et al. 2022), et bon nombre de ces disparitions pourraient correspondre à des loups braconnés (car les niveaux d'abattage illégal non signalé sont souvent élevés ; Liberg et al. 2012 ; Treves, Langenberg, et al. 2017 ; Sunde et al. 2021). Il est intéressant de noter que dans les zones adjacentes au parc provincial Algonquin (Ontario), où des loups gris métissés coexistent avec des loups de l'Est (*Canis lycaon*) et des coyotes (*Canis latrans*), les loups de l'Est sont confrontés à une mortalité annuelle moyenne plus élevée - 0,61 contre 0,34 pour les coyotes et 0,37 pour les loups gris métissés (Benson et al. 2014, 2024). Un taux de mortalité annuel moyen similaire a été observé pour les loups rouges (*Canis rufus*) : 0,64 pour les individus âgés de 2 à 4 ans (Hinton et al. 2017).

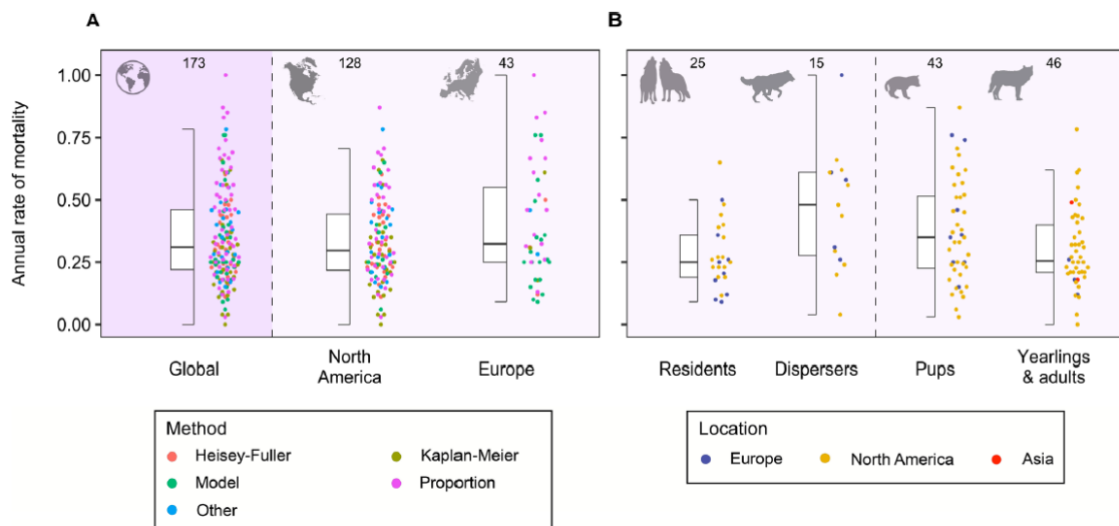


FIGURE 2. Taux annuels de mortalité documentés dans la littérature scientifique (jusqu'en octobre 2024) pour le loup gris dans toute son aire de répartition. **(A)** Taux pour l'aire de répartition mondiale de l'espèce (y compris l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie ; $N = 76$ études ; fond de couleur plus foncée) et différenciation entre l'Amérique du Nord ($N = 53$) et l'Europe ($N = 21$). **(B)** Taux par statut (résidents non-petits vs. dispersés) et par classe d'âge (petits vs. jeunes d'un an et adultes). La couleur des points fait référence à la méthodologie utilisée pour obtenir le taux et à l'endroit où le taux a été obtenu pour A et B, respectivement (indiqué dans la légende). Nous indiquons la taille de l'échantillon pour chaque diagramme en boîte au-dessus de celui-ci. Une seule étude peut fournir plusieurs taux, et donc la taille des échantillons des diagrammes en boîte peut être supérieure au nombre d'études. Les données brutes et normalisées par étude figurent dans le Tableau S2.

Nous avons constaté une grande **variabilité** dans les **méthodes** utilisées par les auteurs pour obtenir ces taux, ce qui peut contribuer à expliquer la grande variabilité observée dans les taux annuels. En particulier, nous avons identifié une variabilité dans le type de surveillance des loups (par exemple, carcasses trouvées de manière opportuniste, surveillance systématique à l'aide de dispositifs de suivi et surveillance de certains individus ; le traitement réservé aux loups dont le sort est inconnu (c'est-à-dire, en général, les exclure de l'analyse, mais certains supposant qu'ils sont morts ou vivants) ; et l'approche statistique utilisée (par exemple, des proportions simples aux modèles complexes ; voir Tableau S2). **D'autres études suggèrent également que les différences méthodologiques ajoutent de la variabilité aux taux de mortalité dans les études comparatives** (Forbes 1995 ; Murray et al. 2010 ; Smith et al. 2010 ; Schmidt et al. 2015 ; Treves, Langenberg, et al. 2017) et aux mesures de dispersion dans une revue mondiale (Morales-González et al. 2022). **D'autre part**, nous devons faire preuve de prudence lorsque nous comparons l'Europe et l'Amérique du Nord, car l'échantillon pour l'Europe est petit (c'est-à-dire qu'il peut ne pas être suffisant pour obtenir une estimation fiable) et parce qu'il manque des données pour de vastes régions d'Amérique du Nord où l'accessibilité pour les humains est très faible (voir ci-dessus).

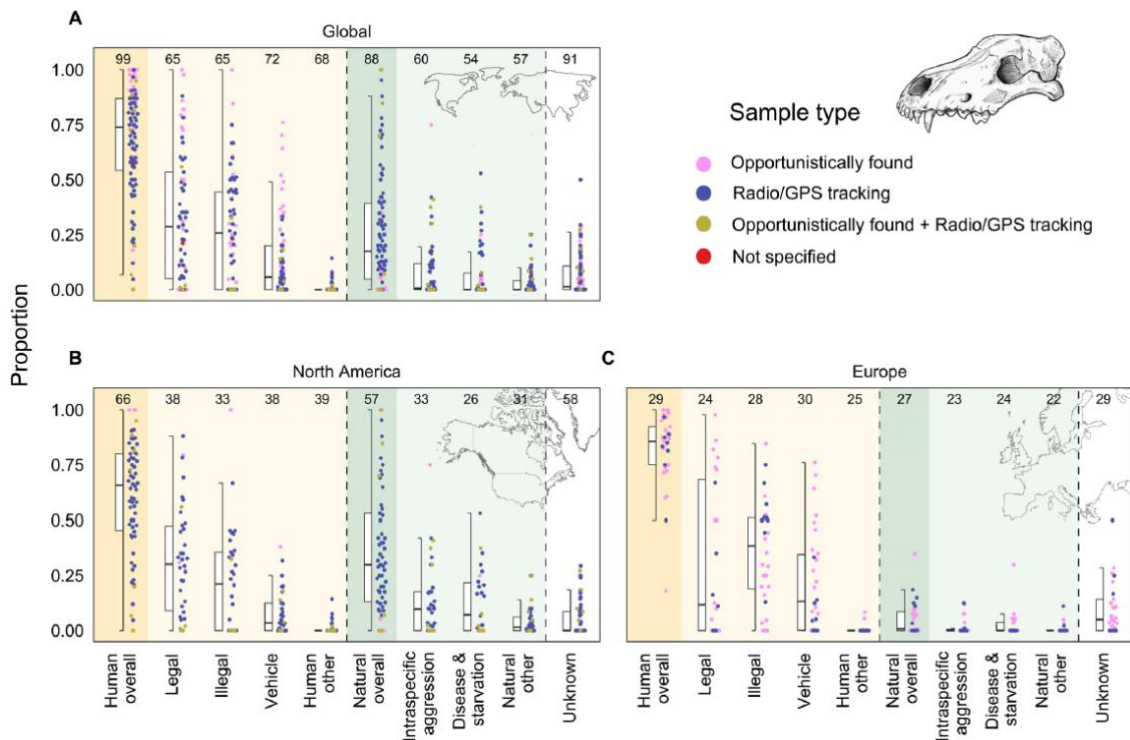


FIGURE 3. Proportion d'individus morts par cause documentée dans la littérature scientifique (jusqu'en octobre 2024) pour le loup gris dans toute son aire de répartition. **(A)** Proportions pour l'aire de répartition mondiale de l'espèce (y compris l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie ; N = 83 études). **(B)** Proportions pour l'Amérique du Nord (N = 50) par rapport à **(C)** l'Europe (N = 29). L'axe des x représente la cause de mortalité. Les fonds jaunes, verts et blancs mettent en évidence les causes humaines, naturelles et inconnues, respectivement (les couleurs plus foncées mettent en évidence les causes humaines et naturelles globales, respectivement). La couleur des points fait référence au type d'échantillon (indiqué dans la légende). Nous indiquons la taille de l'échantillon pour chaque diagramme en boîte au-dessus de celui-ci. Lorsqu'une étude donnait des proportions pour différentes périodes ou différents lieux, nous avons traité ces données séparément (notez que la taille des échantillons des diagrammes en boîte peut être supérieure au nombre d'études). Les données brutes et standardisées par étude figurent dans le Tableau S3

Nous avons constaté des différences dans les taux annuels de mortalité entre les statuts, c'est-à-dire que les disperseurs ont connu une mortalité plus élevée ($0,48 \pm 0,25$) que les résidents non-louveteaux ($0,25 \pm 0,11$; $X^2 = 6,54$; $DF = 1$; $p = 0,01$; **Figure 2**). Il convient toutefois de noter qu'un échantillon plus important de disperseurs est nécessaire pour obtenir une estimation plus fiable. Étonnamment, nous n'avons constaté aucune différence entre les classes d'âge considérées, à savoir les petits ($0,35 \pm 0,24$) et les jeunes d'un an et les adultes ($0,26 \pm 0,11$; $X^2 = 2,67$; $DF = 1$; $p = 0,10$; **Figure 2**) ; la variabilité au sein des petits était particulièrement élevée. Il est important de fusionner les taux provenant de différentes zones d'étude afin de fournir des valeurs de référence utiles, mais cela peut conduire à négliger les différences entre les classes d'âge, car une mortalité plus élevée chez les jeunes loups apparaît souvent lorsque les comparaisons sont effectuées au sein d'une même zone d'étude (voir « (4) Déterminants naturels et humains de la mortalité »). **De plus**, les difficultés liées au suivi sur le terrain des louveteaux en phase précoce, dont la mortalité devrait être plus élevée (Chapron et al. 2016), conduisent probablement à une sous-estimation de la mortalité des louveteaux. Il est également important de souligner que l'on dispose de peu d'informations en Europe sur les taux annuels de mortalité par âge et statut social des loups.

3.3. Variation de la proportion d'individus morts par cause

Nous avons extrait les données sur la proportion de loups morts par cause de 83 études (50 en Amérique du Nord, 29 en Europe, trois en Asie et une couvrant l'Europe et l'Amérique du Nord ; **Figure 3** ; Tableau S3). Nos résultats (compte tenu des taux de mortalité annuels

observés) confirment que la cohabitation avec les humains entraîne un risque très élevé de mortalité par des causes liées à l'activité humaine (Woodroffe 2000 ; Stier et al. 2016 ; Morales-González et al. 2020). La plupart des loups sont morts de causes liées à l'activité humaine dans tous les cas, c'est-à-dire à l'échelle mondiale ($0,74 \pm 0,23$; $X^2=318,45$, $DF = 9$, $p < 0,0001$), en Amérique du Nord ($0,66 \pm 0,25$; $X^2 = 206,27$, $DF = 9$, $P < 0,0002$) et en Europe ($0,86 \pm 0,14$; $X^2 = 145,52$, $DF = 9$, $p < 0,0001$; **Figure 3**). En particulier, la principale cause humaine de mortalité était l'abattage intentionnel, c'est-à-dire les sources légales et illégales de mortalité, à l'échelle mondiale ($0,29 \pm 0,35$ légal ; $0,26 \pm 0,31$ illégal ; $0,60 \pm 0,26$ légal et illégal), en Europe ($0,12 \pm 0,18$; $0,39 \pm 0,24$; $0,7 \pm 0,3$) et en Amérique du Nord ($0,3 \pm 0,28$; $0,21 \pm 0,31$, $0,56 \pm 0,28$; **Figure 3**). Nous n'avons pas constaté de différences entre les deux types de mise à mort intentionnelle dans chacune de ces régions (Amérique du Nord $X^2 = 206,27$, $DF = 9$, $P = 0,69$; Europe $X^2 = 145,52$, $DF = 9$, $p = 1$; **Figure 3**) ; **cependant**, comme la plupart des abattages illégaux ne sont jamais signalés, la proportion de mortalité due à des sources illégales devrait être beaucoup plus élevée (Treves, Artelle, et al. 2017).

En comparant les trois espèces de loups sympatriques dans les zones adjacentes au parc provincial Algonquin, les loups de l'Est se sont révélés plus vulnérables à la chasse, au piégeage et à la mortalité routière que les loups gris et les coyotes (Benson et al. 2014, 2024). Les loups rouges pourraient également être particulièrement vulnérables à la mortalité causée par l'homme, qui représentait 73% de tous les décès, dont 51% étaient attribués à des abattages illégaux (Hinton et al. 2017).

La présence de grands carnivores dans des paysages à usages multiples entraîne un certain nombre de conflits réels et perçus avec les intérêts humains, par exemple les dommages causés au bétail et la concurrence avec les chasseurs pour les espèces giboyeuses (Kaczensky 1997 ; Madhusudan 2003), ce qui explique très probablement l'ampleur des abattages intentionnels (Kissui 2008). Le schéma observé pour les loups gris est similaire à celui observé pour d'autres grands mammifères soumis à une gestion létale, tels que les ongulés en Europe (Apollonio et al. 2010 ; Collins et Kays 2011). **Cependant**, l'augmentation de la mortalité due aux abattages intentionnels a des effets particulièrement néfastes sur le comportement, la démographie et l'état de conservation des prédateurs apicaux, y compris les loups (Ripple et al. 2014 ; Milleret et al. 2017 ; Quevedo et al. 2019 ; Recio et al. 2020 ; Ausband et al. 2025).

Par exemple, ils ne sont pas adaptés sur le plan évolutif à des taux de prédation élevés et se trouvent naturellement à de faibles densités de population (Stier et al. 2016). **En effet**, bien que le nombre et l'aire de répartition des loups soient généralement en augmentation, l'espèce est loin d'être dans un état de conservation favorable dans toute l'Europe. Six des neuf populations sont vulnérables ou quasi menacées selon l'évaluation de la Liste rouge de l'UICN (Boitani 2025), et le loup se trouve toujours dans un état de conservation défavorable-inadéquat dans six des sept régions biogéographiques (Agence Européenne pour l'environnement 2020). Nos résultats révèlent les valeurs de mortalité responsables des tendances observées au niveau des populations.

En Europe, une proportion plus élevée de loups sont morts de causes humaines que de causes naturelles par rapport à l'Amérique du Nord ($X^2 = 16,92$, $DF = 1$, $p < 0,0001$; **Figure 3**). Cela s'explique au moins en partie par des différences méthodologiques. **En Europe**, la

plupart des données ont été obtenues à partir de carcasses de loups trouvées de manière opportuniste (Figure 3), ce qui fausse indéniablement les causes de mortalité en faveur de celles qui laissent un corps de loup facilement détectable (par exemple, les accidents de la route et les abattages légaux), tout en sous-estimant les causes de mortalité pour lesquelles les corps de loups sont difficiles à trouver de manière opportuniste (par exemple, les mortalités illégales et naturelles ; Ciucci et al. 2007 ; Stenglein et al. 2015). **En revanche**, la plupart des données sur la mortalité des loups en Amérique du Nord proviennent d'individus systématiquement surveillés (à l'aide de colliers émetteurs et de GPS), ce qui augmente les chances de trouver les loups morts de causes naturelles, offrant ainsi une représentation plus réaliste des causes (Stenglein et al. 2015). Il convient de noter que les mortalités dues à des causes illégales sont également difficiles à détecter grâce aux colliers, car les braconniers détruisent souvent ces derniers (Liberg et al. 2012). Outre les différences méthodologiques susmentionnées, les loups en Europe occupent des paysages plus dominés par l'homme que dans la majeure partie de l'Amérique du Nord (Nowak et Mystajek 2016 ; Kuijper et al. 2019 ; Ausband et Mech 2023).

L'augmentation des contacts entre les humains et les loups dans le contexte Européen peut entraîner une mortalité plus élevée due à des causes humaines pour les grands carnivores (Hill et al. 2022). **En ce qui concerne les abattages intentionnels, nous avons constaté une proportion plus élevée de décès par des moyens illégaux en Europe qu'en Amérique du Nord** ($X^2 = 5,97$, $DF = 1$; $p < 0,02$) et une proportion similaire de loups morts par des moyens légaux ($X^2 = 0,55$, $DF = 1$; $p = 0,46$; Figure 3). **Cependant**, nous ne savons pas dans quelle mesure la sous-estimation de la proportion de mortalités naturelles en Europe influence les différences observées.

La mortalité due aux collisions avec des véhicules est la **deuxième** cause de mortalité liée à l'activité humaine au niveau mondial ($0,06 \pm 0,08$), en Europe ($0,12 \pm 0,19$) et en Amérique du Nord ($0,03 \pm 0,05$) ; cette proportion étant également plus élevée en Europe qu'en Amérique du Nord ($X^2 = 6,44$, $DF = 1$, $p = 0,01$; Figure 3). Ces différences peuvent également être le résultat des contextes méthodologiques et paysagers mentionnés ci-dessus. **L'Europe affiche en effet la plus forte densité routière au monde** (Meijer et al. 2018).

Les principales causes de mortalité **naturelle** sont l'agressivité intraspécifique, les maladies et la famine, une proportion plus faible de la mortalité étant attribuée à la vieillesse, à l'agressivité interspécifique et aux accidents tels que les avalanches et les noyades. Nous n'avons constaté aucune différence entre les régions en ce qui concerne les principales causes de mortalité naturelle ($X^2 = 318,45$, $DF = 9$, $p = 1$; Figure 3). **En revanche**, entre les régions, nous avons détecté une proportion plus élevée de loups morts par mortalité naturelle en Amérique du Nord ($0,3 \pm 0,29$) qu'en Europe ($0,01 \pm 0,01$; $X^2 = 30,95$, $DF = 1$, $p < 0,0001$; Figure 3) ; mais ces différences, du moins en partie, découlent des différences méthodologiques décrites ci-dessus, car la proportion de décès par mortalité naturelle est fortement sous-estimée pour les loups en Europe. La proportion de loups morts de causes naturelles en Amérique du Nord était de $0,1 (\pm 0,14)$ pour les agressions intraspécifiques, de $0,07 (\pm 0,11)$ pour les maladies et la famine et de $0,02 (\pm 0,02$; Figure 3) pour les autres causes naturelles. Les multiples différences de paysage entre l'Europe et l'Amérique du Nord peuvent également entraîner des différences dans le risque de mortalité naturelle. Par exemple, les loups ont tendance à être moins nombreux dans de nombreux paysages

Européens (1,3-2,7 et 2-18,2 loups/100 km² en Europe et en Amérique du Nord, respectivement ; Blanco et al. 1992 ; Mech et Tracy 2004 ; Nowak et al. 2008 ; Cassidy et al. 2015 ; Kojola et al. 2018 ; Merli et al. 2023), ce qui peut entraîner un risque moindre d'agression intraspécifique (voir « (4) Déterminants naturels et humains de la mortalité »). L'expansion des populations **très fragmentées** en Europe suggère également que les loups sont restés en dessous de la capacité de charge, ce qui confirme encore le faible risque d'agression intraspécifique (Smith et Cassidy 2024).

Enfin, la proportion de loups morts de cause indéterminée était légèrement plus élevée en Europe ($0,05 \pm 0,07$) qu'en Amérique du Nord (environ 0 ; $X^2 = 4,58$, $DF = 1$, $p = 0,03$), ce qui peut simplement indiquer qu'il faut plus de temps pour récupérer les cadavres en Europe.

3.4. Déterminants naturels et humains de la mortalité

Nous avons extrait les données sur les déterminants de la mortalité de 77 études (58, 18 et une étude provenant respectivement d'Amérique du Nord, d'Europe et des deux régions ; **Tableau 1** ; Tableau S4). Nous avons constaté que de multiples **facteurs individuels, sociaux et environnementaux** (humains et naturels) déterminent la mortalité, ce qui indique que les différences biologiques sont essentielles pour expliquer la variabilité observée dans les **taux de mortalité annuels**. Ci-après, lorsque nous indiquons qu'un certain facteur (ou niveau dans le cas des variables catégorielles) a augmenté, diminué ou n'a eu aucun effet sur la mortalité, nous faisons référence à l'effet qui a été le plus largement corroboré dans la littérature, c'est-à-dire celui qui a été mis en évidence par le plus grand nombre d'analyses. **Cependant**, nous avons constaté une grande variabilité dans l'effet de la plupart des déterminants, ce qui indique une forte dépendance au contexte (exemples ci-dessous).

3.4.1. Déterminants individuels

Le stade de vie des loups a déterminé la mortalité, les **disperseurs** affichant une mortalité plus élevée que les résidents (**Tableau 1**). Ces différences de mortalité peuvent être liées aux avantages en matière de protection que procure le comportement coopératif aux résidents (par exemple, la chasse et la défense du territoire ; Clutton-Brock 2021 ; Houslay et al. 2020) et aux risques liés aux longs trajets dans des zones inconnues pour les dispersés (Bonte et al. 2012 ; Morales-González et al. 2022). **En effet**, les coûts de mortalité, liés à la dispersion ont été largement documentés, en particulier chez les espèces sociales (Bonte et al. 2012 ; Maag et al. 2022 ; mais voir Behr et al. 2023). L'effet de l'âge sur la mortalité globale et celle causée par l'homme n'était pas clair (**Tableau 1**), avec un nombre similaire de preuves soutenant soit l'absence d'effet, soit une mortalité accrue pour les jeunes loups (âgés d'environ moins de 2 ans). Une mortalité plus élevée chez les **jeunes individus** est souvent observée chez les grands carnivores et la plupart des mammifères (Swanepoel et al. 2015 ; Gervasi et al. 2017). L'absence d'effet lié à l'âge peut s'expliquer par des questions méthodologiques, telles que la petite taille des échantillons et/ou le regroupement de classes d'âge présentant des taux de mortalité différents. Bien que rarement étudiés, les loups sénescents (> 6 ans) présentaient également une mortalité plus élevée (Cubaynes et al. 2014 ; Cassidy et al. 2024). **De plus**, les loups âgés de 2 à 4 ans étaient particulièrement vulnérables aux collisions avec des véhicules (**Tableau 1**). Comme pour d'autres mammifères (Paniw et al. 2022), l'augmentation de la masse corporelle était souvent associée à une réduction de la mortalité globale (**Tableau 1**). **De plus**, la mortalité augmentait avec la consanguinité génétique et certains génotypes (**Tableau 1**). Comme pour d'autres espèces (Keller et Waller 2002), la consanguinité peut être

un facteur déterminant particulièrement important dans les populations à faible nombre de loups (par exemple, le parc national de l'Isle Royale ; Akesson et al. 2016) ou issues d'un petit nombre de fondateurs (par exemple, la Scandinavie ; Liberg et al. 2005).

A

Individual determinant	Mortality cause							
	Overall	Human	Legal	Illegal	Vehicle	Natural	Intraspecific aggression	Diseases
Age	53% 43 20	54% 13 2		100% 1 1	2-4 years old 2 1	93% 14 3	100% 1 1	
Breeding status	100% 5 1		100% 2 1					
Dispersal status	78% 9 5	+ne 50% 4 1	100% 1 1	100% 1 1		80% 5 2		
Other status	Non-scent marking wolves 100% 2 2 Dispersers vs. breeders 100% 1 1 loners 100% 1 1		Dispersers vs. breeders 100% 1 1				Social status in group 100% 1 1	
Body mass	-/ne 50% 2 2				100% 1 1			
Inbreeding	100% 2 2 100% 1 1 100% 1 1			100% 1 1				
Genotype	Black heterozygotes 100% 3 3							
Movement distance	100% 3 2							
Movement velocity	100% 1 1	100% 1 1						100% 1 1
Movement sinuosity		100% 1 1						100% 1 1
Movement extraterritorial		100% 1 1						100% 1 1
Sex	73% 22 17 100% 2 2	+female/+male 50% 2 2	57% 7 5	100% 2 2		100% 1 1	100% 2 1	

B

Social determinant	Mortality cause							
	Overall	Human	Legal	Illegal	Vehicle	Natural	Intraspecific aggression	Diseases
Wolf density	39% 18 10 67% 3 3	+ne 50% 6 3		+ne 50% 2 2		75% 4 1	67% 3 2	
Aggressive interactions							+ne 50% 2 2	
Infected mates								100% 1 1
Group size	56% 9 2 45% 11 7 100% 1 1							100% 1 1
Territory size	100% 1 1							
Group extraterritorial forays	100% 1 1							
Genotype of parents	black heterozygote mother 100% 1 1							
Inbreeding of parents	67% 3 2							
Breeder loss	100% 1 1							
Breeder turnover	80% 5 2							
Pair bond duration	100% 2 2							
Age of breeders	-/+ne 33% 3 3							
Litter size	67% 3 3							
Den characteristics	+ne 50% 4 1							

(Continues)

C

Natural determinant		Mortality cause						
		Overall	Human	Legal	Illegal	Vehicle	Natural	Intraspecific aggression
Diseases		67% 3 2						100% 1 1
Season	P	67% 12 8						
		Winter 54% 13 11			Late autumn 100% 1 1	late Autumn & winter 100% 1 1		100% 1 1
	P	Summer 67% 3 3		Late autumn & winter 100% 1 1				
Wild prey		Abundance of main prey/s 80% 5 3	100% 1 1	100% 4 1				
		Mule deer as main prey 67% 3 1						
	P	100% 1 1						
Weather severity		86% 7 4	100% 1 1	100% 1 1	100% 1 1	100% 1 1	100% 1 1	
	P	100% 1 1						
Refuge habitat		50% 4 2				100% 2 1		
Open habitat		70% 10 1	100% 1 1					100% 1 1
Natural habitat			100% 1 1	—/ne 50% 2 1				
Edge density		100% 1 1				100% 2 1		
Water courses		67% 3 2				100% 1 1		
Elevation		75% 4 2						
Slope		100% 1 1				100% 1 1		

D

Human determinant		Mortality cause						
		Overall	Human	Legal	Illegal	Vehicle	Natural	Intraspecific aggression
Lethal management		87% 8 7	67% 3 3	100% 3 3	57% 7 4	100% 1 1	50% 4 4	100% 1 1
	P	100% 3 3						
Game hunting		100% 1 1		100% 1 1	+/ne 50% 2 2	100% 1 1	100% 1 1	
Human presence		100% 1 1		100% 1 1	—/ne 50% 2 2	100% 1 1		
	P	100% 1 1						
Domestic prey		78% 9 2	75% 4 1				75% 4 1	
Damages					100% 2 1			
Conflicts			100% 1 1	75% 4 2	100% 1 1			
Agricultural land		100% 3 2		100% 1 1	100% 1 1	100% 2 1		
Road density		60% 5 4	100% 1 1	60% 5 3	+/ne 50% 4 3	100% 1 1		
Distance to roads			100% 3 2			100% 1 1		100% 1 1
Private land		75% 4 2	75% 4 1				75% 4 1	
Federal land		100% 2 1						
State land		100% 1 1						
Wilderness land		75% 4 1	100% 1 1					
Protected land		75% 4 3						

Remarque : Nous avons classé les déterminants en quatre catégories : individuels (A), sociaux (B), environnementaux naturels (C) et environnementaux humains (D). Nous montrons l'effet de chaque déterminant sur la mortalité globale et par causes spécifiques. Les causes spécifiques sont les suivantes : humaines globales, légales, illégales, liées aux véhicules, naturelles globales, agressions intraspécifiques et maladies. Les couleurs indiquent l'effet le plus fréquemment rapporté dans la littérature : rose = effet positif (augmentation de la mortalité « + ») ; vert = effet négatif (diminution de la mortalité « - ») ; orange = aucun effet (« ne »). En cas d'égalité, les effets à égalité sont séparés par des barres obliques (par exemple, « +/ne »). Les cellules vides indiquent que la relation n'a pas été étudiée. Pour les déterminants catégoriels, le ou les niveaux auxquels l'effet s'applique sont indiqués. Les chiffres à gauche et à droite de la barre verticale représentent respectivement le nombre total d'analyses et d'études. Nous indiquons le pourcentage d'analyses faisant état de l'effet le plus fréquent. Les effets spécifiques aux jeunes (loups âgés de moins d'un an) sont indiqués par « P ».

En ce qui concerne les génotypes, aux États-Unis, les **hétérozygotes noirs** présentaient le risque de mortalité le plus faible, suivis des homozygotes gris, tandis que les homozygotes noirs avaient une probabilité de mortalité beaucoup plus élevée (Coulson et al. 2011). Les différences en matière d'immunité cellulaire peuvent expliquer ces tendances (Candille et al. 2007). Les caractéristiques des déplacements (c'est-à-dire la vitesse et la sinuosité des mouvements, la distance parcourue depuis les zones familières et le temps passé en dehors du territoire) peuvent influencer la mortalité. **Cependant**, les analyses ont souvent fait état d'effets nuls (Tableau 1), probablement parce qu'il est difficile d'identifier ces effets, car ils

peuvent interagir avec d'autres déterminants tels que les caractéristiques du paysage et les perturbations humaines pendant les déplacements (O'Neil et al. 2017). La plupart des analyses n'ont rapporté aucune différence entre les sexes en matière de mortalité (Tableau 1).

3.4.2. Déterminants sociaux

L'effet de la densité locale des loups sur la mortalité globale était le plus souvent (39% ; $N = 18$ analyses) positif ; **cependant**, un pourcentage similaire d'analyses (33%) n'a révélé aucun effet, et quelques-unes ont mis en évidence des relations négatives (22%) et en forme de U (6% ; Tableau 1). Les effets de la densité sur les mortalités spécifiques à une cause (agression humaine, illégale, naturelle et intraspécifique) variaient également (Tableau 1). Ces variations peuvent s'expliquer par l'utilisation de différentes analyses statistiques (par exemple, l'utilisation de tests simples n'a souvent révélé aucun effet ; Murray et al. 2010), l'inclusion des louveteaux dans les estimations de densité (qui n'ont également donné aucun effet ; Barber-Meyer et al. 2021 ; Cubaynes et al. 2014) et l'interaction de la densité des loups avec d'autres facteurs tels que l'état de la population (c'est-à-dire la densité relative) et la disponibilité des proies pendant la période d'étude (Cubaynes et al. 2014 ; Stenglein et al. 2018). Le modèle le plus plausible, étayé par des études sur les loups et d'autres mammifères (Gaillard et Yoccoz 2003 ; Cubaynes et al. 2014), est que la densité des loups augmente la mortalité des adultes et des petits dans les populations à forte et à faible densité d'ongulés, respectivement. Le **premier** cas s'explique par le fait que les loups atteignent des densités élevées, ce qui entraîne une augmentation de l'agressivité intraspécifique, tandis que le second est dû à la disponibilité limitée de la nourriture. La taille du groupe n'a pas eu d'effet sur la mortalité globale (Tableau 1). Cela n'est pas surprenant, car la taille optimale d'un groupe varie en fonction de l'environnement naturel (Tallian et al. 2023), ce qui signifie que des groupes de tailles différentes peuvent avoir une survie similaire si leur taille est optimale en fonction des conditions environnementales naturelles. Pour les louveteaux, l'augmentation de la taille du groupe a réduit la mortalité globale (Tableau 1), ce qui peut s'expliquer par l'apport alimentaire des aides (Brainerd et al. 2008). Cet effet est particulièrement évident lorsque les reproducteurs disparaissent (Brainerd et al. 2008). Il est intéressant de noter, mais rarement évalué, comment la dynamique du groupe et celle de la maladie interagissent (Brandell et al. 2021 ; Paniw et al. 2022). La mortalité des individus infectés diminuait avec la taille du groupe, peut-être parce que les membres du groupe compensaient les coûts individuels de l'infection (Almberg et al. 2015), et augmentait avec la proportion de membres infectés dans le groupe (Tableau 1). Comme on pouvait s'y attendre pour une espèce vivant en groupes familiaux, nos résultats montrent que les facteurs sociaux sont essentiels pour prédire la survie des louveteaux. Outre la densité des loups et la taille du groupe, le statut des reproducteurs (c'est-à-dire le génotype, la consanguinité, la perte de reproducteurs, le renouvellement des reproducteurs, la durée du lien de couple et l'âge des reproducteurs), la taille de la portée et les caractéristiques de la tanière ont également déterminé la mortalité globale des louveteaux (Tableau 1). À l'exception des études axées sur les louveteaux, très peu d'études ont analysé l'influence des facteurs sociaux sur la mortalité (Tableau 1).

3.4.3. Déterminants environnementaux naturels

Les chercheurs ont analysé l'effet de différentes caractéristiques du paysage (par exemple, l'altitude, la pente, la densité des lisières et les cours d'eau), y compris les types de couverture (par exemple, la végétation refuge et les habitats ouverts tels que les prairies) sur la mortalité. **Cependant**, les effets variaient considérablement d'une zone d'étude à l'autre et étaient

souvent nuls (Tableau 1). Chez une espèce généraliste comme le loup, il est probable que le déterminant réel ou le plus influent de la mortalité soit l'accessibilité du paysage aux humains plutôt que les caractéristiques du paysage en soi. Par exemple, les anciennes coupes à blanc où des routes persistent ont été associées à un risque élevé de mortalité pour les disperseurs (les résidents évitaient ces zones) même si elles avaient une couverture végétale dense (Person et Russell 2008). Il est remarquable de constater que les habitats ouverts (principalement urbains et autres habitats fortement modifiés) ont augmenté la mortalité due aux maladies (Tableau 1), ce qui correspond aux études précédentes faisant état d'une prévalence plus élevée des maladies dans ces environnements (Brearley et al. 2013). De plus, les maladies (par exemple, le parvovirus canin et la gale) ont augmenté la mortalité globale, mais ont réduit l'agressivité intergroupes et donc la mortalité due à l'agressivité intraspécifique (Brandell et al. 2021) (Tableau 1).

La mortalité atteint souvent son pic entre la fin de l'automne et l'hiver, en particulier pour la mortalité légale, illégale, due aux véhicules et globale (Tableau 1). Cette tendance peut être liée au calendrier de la saison de chasse, qui coïncide avec ces mois dans la plupart des zones de répartition du loup (Hebblewhite et Whittington 2020 ; Schmidt et al. 2015). L'incidence plus élevée des collisions avec des véhicules est probablement liée à la plus grande mobilité spatiale de l'espèce, qui coïncide également avec les heures d'activité humaine pendant cette saison (Kusak et al. 2005). La mortalité due à des sources illégales (ainsi qu'à des sources naturelles, mais non légales et liées aux véhicules) a également augmenté avec la présence d'un manteau neigeux (Tableau 1), peut-être en raison de la détection accrue des traces de loups par les braconniers (Santiago-Avila et Treves 2022). Le pistage dans la neige est principalement limité aux environnements nordiques, ce qui peut expliquer pourquoi d'autres études n'ont trouvé aucun effet de la sévérité des conditions météorologiques sur la mortalité globale (Tableau 1).

Il est intéressant de noter que l'abondance des proies sauvages a réduit la mortalité due à des sources légales (Tableau 1), peut-être parce que dans les zones riches en proies, les chasseurs ne perçoivent pas les loups comme des concurrents pour les espèces giboyeuses (Treves et al. 2013). Pour les louveteaux, les maladies, la saison estivale, la sévérité des conditions météorologiques et la faible disponibilité d'ongulés sauvages ont augmenté la mortalité globale ; aucun autre facteur n'a été testé (Tableau 1).

3.4.4. Déterminants humains

Un débat de longue date dans l'écologie des populations de grands carnivores consiste à savoir si la mortalité liée à l'activité humaine s'ajoute à la mortalité naturelle ou si elle est (totalement ou partiellement) compensée par une réduction de la mortalité naturelle (Burnham et Anderson 1984 ; Murray et al. 2010 ; Benson et al. 2023). Nous avons montré que la mortalité due à des sources légales (c'est-à-dire la gestion létale des loups) augmentait la mortalité causée par l'homme ainsi que la mortalité globale (ce dernier point a également été constaté pour les louveteaux ; Tableau 1), ce qui ne corrobore pas l'hypothèse selon laquelle la mortalité anthropique est compensatoire chez les loups. En outre, quatre études ont analysé l'effet de la chasse sur la mortalité naturelle (Tableau 1). Deux d'entre elles ont conclu à un effet nul (Adams et al. 2008 ; Cassidy et al. 2024) ; la troisième a conclu à un effet positif (Santiago-Ávila et al. 2020) ; et la quatrième a montré que même si la mortalité naturelle avait diminué au cours de la première année de chasse, elle avait progressivement

augmenté au cours des années suivantes (Oliynyk 2023). Ainsi, le degré de compensation partielle chez les loups semble minime, voire nul (Cassidy et al. 2024), et peut dépendre des caractéristiques du cycle biologique (telles que la classe d'âge et le statut de dispersion ; Murray et al. 2010), de la densité de population et d'autres facteurs affectant la mortalité naturelle (Creel et al. 2015 ; Stenglein et al. 2018).

Une autre question controversée est de savoir si le fait d'autoriser l'abattage réduit la mortalité due à des sources illégales (probablement parce qu'il améliore la tolérance à la coexistence avec les loups, mais qu'il envoie un message négatif sur la valeur des loups). Une réduction des abattages illégaux signalés a été confirmée par deux études (Tableau 1), menées en Finlande (Suutarinen et Kojola 2018) et en Scandinavie (Liberg et al. 2020). **En revanche**, une augmentation a été observée parmi les loups vivant principalement dans le parc national de Yellowstone, lorsque la chasse a été autorisée en dehors du parc (Cassidy et al. 2024). Il est intéressant de noter qu'une étude menée dans le Wisconsin (Santiago-Avila et al. 2020) a révélé que, bien que les cas signalés de mise à mort illégale aient légèrement diminué, cette baisse a été compensée par une augmentation plus importante de la fréquence des disparitions de loups, le braconnage cryptique étant identifié comme l'explication la plus probable de ces disparitions (Chapron et Treves 2016). Cela suggère que le fait d'autoriser la chasse augmente le nombre de décès illégaux et souligne que la nature cryptique des actes de braconnage empêche d'obtenir des estimations fiables de la mortalité due à des sources illégales (Liberg et al. 2012).

Des études soutiennent l'hypothèse selon laquelle la chasse d'autres espèces augmente le nombre d'abattage illégaux de loups (Tableau 1). Si la proportion de chasseurs dans la population (Suutarinen et Kojola 2018) et l'indice de mortalité des mâles (O'Neil et al. 2017) peuvent ne pas avoir d'effet sur la mortalité illégale et globale, respectivement, les abattages illégaux ont augmenté pendant les saisons de chasse lorsque le sol était recouvert de neige, peut-être en raison d'une augmentation du nombre ou de l'activité des braconniers (Santiago-Avila et Treves 2022). **D'autre part**, la pratique de la chasse au gibier (Santiago-Avila et Treves 2022) n'a pas eu d'effet sur la mortalité par des moyens légaux et par des véhicules, mais, de manière surprenante, elle a eu un effet positif sur les taux de mortalité naturelle, ce qui reste inexpliqué (Tableau 1).

Nous avons constaté une grande variation dans les effets de la présence humaine sur la mortalité selon les différentes sources (Tableau 1). L'utilisation de différents indicateurs de la présence humaine (par exemple, la densité de population humaine dans une zone (Suutarinen et Kojola 2018), la distance par rapport à une zone peuplée (Person et Russell 2008) et le pourcentage de routes goudronnées (O'Neil et al. 2017)) n'a pas permis d'identifier une tendance générale. La densité des proies domestiques n'a pas montré d'effet clair (Tableau 1). Elle variait selon les zones étudiées et était influencée par l'échantillon de loups surveillés et l'approche statistique utilisée (Murray et al. 2010 ; Smith et al. 2010). Cela peut s'expliquer par le fait qu'une densité plus élevée de proies domestiques n'entraîne pas nécessairement une augmentation des conflits. Une étude récente a montré que la biomasse des proies sauvages est le principal **facteur prédictif** de la prédation du bétail par les carnivores sauvages (Alquinta et al. 2025). Dans le cas des loups, le nombre d'animaux d'élevage n'était pas lié à une augmentation du nombre de plaintes (Fernández-Gil et al. 2016). **Au contraire**, les informations diffusées par les médias sur la prédation par les loups,

les pratiques de gestion et l'histoire de la coexistence entre les humains et les loups pourraient être plus importantes pour déterminer la gravité des conflits (Fernández-Gil et al. 2016 ; Durá-Aleman et al. 2024). Les abattages légaux ont augmenté dans les scénarios de conflit, indépendamment de la survenue effective de dommages, c'est-à-dire mesurés en comparant les populations rétablies et les populations établies en Amérique du Nord (avec des niveaux de conflit respectivement plus élevés et plus faibles ; Hill et al. 2022), le nombre d'indemnités versées et le nombre d'informations sur les dommages causés par les loups (Fernández-Gil et al. 2016) (Tableau 1). Les conflits réels et perçus peuvent exercer une pression sur les responsables politiques, qui peuvent réagir en augmentant l'abattage légal (Selva et al. 2023 ; Ordiz et al. 2024).

La couverture agricole n'a pas eu d'incidence sur les taux de mortalité dus aux collisions avec des véhicules, mais a réduit la mortalité due aux abattages légaux et illégaux. **Cependant**, ce facteur déterminant a augmenté la mortalité globale (Tableau 1). Les zones agricoles couvrent la moitié de la surface terrestre mondiale, et la prise en compte de leur impact sur la survie des espèces constitue un défi majeur dans le domaine de l'écologie du changement global (Mendenhall et al. 2014 ; Semenchuk et al. 2022). De futures méta-analyses incluant différentes zones d'étude et couvrant toute la gamme des valeurs observées de couverture agricole pourraient aider à mieux comprendre le sujet.

De même, les routes occupent une partie importante de la surface mondiale (par exemple, 19 millions de kilomètres de routes couvrent 53 pays en Europe ; Brons et al. 2022) et peuvent avoir des effets écologiques graves sur la dynamique des populations d'animaux sauvages (Forman 2000). Probablement parce qu'elles constituent des points d'accès (Person et Russell 2008), nous avons constaté que la densité routière augmentait la mortalité des loups due aux véhicules et aux sources légales, qu'elle augmentait parfois la mortalité due à des sources illégales et qu'elle entraînait une augmentation de la mortalité globale (Tableau 1). **En conséquence**, la distance par rapport aux routes réduisait la mortalité causée par l'homme (Tableau 1). **Cependant**, l'utilisation des routes par les loups est complexe et la densité des routes et de l'activité humaine dans certaines zones peut ne pas atteindre le seuil permettant de faciliter la mortalité causée par l'homme, ce qui peut expliquer certains effets nuls, voire négatifs, sur la mortalité (O Neil et al. 2017 ; Hill et al. 2022). Le statut ou la propriété de certaines terres a eu une incidence sur la mortalité. En particulier, les zones sauvages et les zones protégées ont été associées à une réduction des taux de mortalité causée par l'homme (Tableau 1). **Cependant**, bien que les terres protégées favorisent la survie des loups, il est bien connu que les grands carnivores ont des besoins spatiaux étendus qui s'étendent bien au-delà de ces zones, ce qui compromet fortement leur survie si le risque de mortalité est élevé à l'extérieur (Benson et al. 2024 ; Cassidy et al. 2024).

4. CONCLUSIONS

Notre étude révèle que les loups qui coexistent avec les humains sont exposés à un risque élevé de mortalité. Leur taux de mortalité annuel minimum en Amérique du Nord et en Europe ($0,31 \pm 0,18$) est beaucoup plus élevé que les taux rapportés dans les scénarios où la persécution humaine est faible ($<0,2$). **En effet**, les abattages intentionnels sont de loin la principale cause de mortalité ($60\% \pm 25\%$), avec des pourcentages similaires de loups tués légalement ($29\% \pm 36\%$) et illégalement ($26\% \pm 33\%$). Cela reflète l'hostilité intense et les

conflits sociaux générés par la présence de l'espèce sur un territoire donné. Bien que les taux puissent être similaires pour d'autres grands mammifères, la **vulnérabilité** des prédateurs apex à une mortalité accrue due aux abattages intentionnels souligne la nécessité d'accorder une attention particulière au maintien des populations dans un état de conservation favorable. Il est essentiel d'évaluer l'ampleur du braconnage cryptique afin d'améliorer la précision des coûts de mortalité pour les loups. **Au minimum, les études devraient rendre compte de l'incertitude spécifique à cet événement.** L'Europe rapporte un pourcentage de mortalités de loups liés à l'activité humaine supérieur de 20% ($86\% \pm 14\%$) à celui de l'Amérique du Nord ($66\% \pm 24\%$) ; et bien que nous ayons constaté que la surveillance en Europe sous-estime les mortalités naturelles, les différences dans les pressions humaines nécessitent une étude plus approfondie.

La grande variabilité observée dans les taux de mortalité peut être attribuée en partie aux différences entre les études en matière de surveillance des loups et de méthodes statistiques, mais elle résulte principalement du regroupement des taux spécifiques au statut et à la classe d'âge, qui sont influencés par de nombreux facteurs **individuels, sociaux et environnementaux**. Notre discussion critique des effets de cet ensemble de facteurs remodèle les hypothèses précédentes, y compris celles qui présentent un intérêt particulier pour la gestion des grands carnivores (par exemple, le soutien à l'**additivité** entre la mortalité induite par l'homme et la mortalité naturelle). Nous recommandons que les effets de certains déterminants (par exemple, la couverture agricole) fassent l'objet de méta-analyses futures afin de saisir la variabilité des scénarios dans lesquels une telle espèce généraliste est présente, idéalement dans le cadre d'une coopération transfrontalière entre chercheurs. Nous avons également montré que la forte influence des déterminants liés à l'activité humaine et le manque de données provenant des paysages les moins influencés par l'homme où les loups sont largement répandus (par exemple, le nord du Canada, la Russie et la Sibérie) empêchent de démêler les effets des facteurs naturels (par exemple, les caractéristiques du paysage). Ce manque de données nous empêche également d'établir des taux de mortalité annuels de référence dans des conditions naturelles, que nous avons estimés ($<0,2$) à partir de zones où l'espèce est peu persécutée directement.

References

- Adams, L. G., R. O. Stephenson, B. W. Dale, R. T. Ahgook, and D. J. Demma. 2008. "Population Dynamics and Harvest Characteristics of Wolves in the Central Brooks Range, Alaska." *Wildlife Monographs* 170: 1–25.
- Åkesson, M., O. Liberg, H. Sand, P. Wabakken, S. Bensch, and Ø. Flagstad. 2016. "Genetic Rescue in a Severely Inbred Wolf Population." *Molecular Ecology* 25: 4745–4756.

- Alexander, R. D. 1974. "The Evolution of Social Behavior." *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325–383.
- Almberg, E. S., P. C. Cross, A. P. Dobson, et al. 2015. "Social Living Mitigates the Costs of a Chronic Illness in a Cooperative Carnivore." *Ecology Letters* 18: 660–667.
- Almberg, E. S., L. D. Mech, D. W. Smith, J. W. Sheldon, and R. L. Crabtree. 2009. "A Serological Survey of Infectious Disease in Yellowstone National Park's Canid Community." *PLoS One* 4: e7042.
- Alquinta, L., A. P. Yusti-Muñoz, and J. A. Simonetti. 2025. "Wild Prey and Livestock Predation by Native Carnivores: A Global Review." *Mammal Review* 0: e70013.
- Álvares, F., E. Pereira, and F. Petrucel-Fonseca. 2000. "O Lobo no Parque internacional Gerês-Xurés. Situação populacional, aspectos ecológicos e perspectivas de conservação." *Galemys* 12: 223–239.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman. 2010. *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press.
- Apollonio, M., L. Mattioli, M. Scandura, L. Mauri, A. Gazzola, and E. Avanzinelli. 2004. "Wolves in the Casentinesi Forests: Insights for Wolf Conservation in Italy From a Protected Area With a Rich Wild Prey Community." *Biological Conservation* 120: 249–260.
- Ash, E., S. A. Cushman, T. Redford, D. W. Macdonald, and Ž. Kaszta. 2022. "Tigers on the Edge: Mortality and Landscape Change Dominate Individual-Based Spatially-Explicit Simulations of a Small Tiger Population." *Landscape Ecology* 37: 3079–3102.
- Ausband, D. E. 2016. "Gray Wolf Harvest in Idaho." *Wildlife Society Bulletin* 40: 500–505.
- Ausband, D. E. 2019. "Pair Bonds, Reproductive Success, and Rise of Alternate Mating Strategies in a Social Carnivore." *Behavioral Ecology* 30: 1618–1623.
- Ausband, D. E. 2022. "Genetic Diversity and Mate Selection in a Reintroduced Population of Gray Wolves." *Scientific Reports* 12: 1–7.
- Ausband, D. E., and L. D. Mech. 2023. "The Challenges of Success: Future Wolf Conservation and Management in the United States." *Bioscience* 73: 587–591.
- Ausband, D. E., and M. S. Mitchell. 2021. "The Effect of Group Size on Reproduction in Cooperatively Breeding Gray Wolves Depends on Density." *Animal Conservation* 24: 994–1000.
- Ausband, D. E., M. S. Mitchell, C. R. Stansbury, J. L. Stenglein, and L. P. Waits. 2017. "Harvest and Group Effects on Pup Survival in a Cooperative Breeder." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20170580.
- Ausband, D. E., M. S. Mitchell, and L. P. Waits. 2017. "Effects of Breeder Turnover and Harvest on Group Composition and Recruitment in a Social Carnivore." *Journal of Animal Ecology* 86: 1094–1101.
- Ausband, D. E., P. F. Rebolz, and L. Petrillo. 2025. "The Effects of Human-Caused Mortality on Mammalian Cooperative Breeders: A Synthesis." *Biological Reviews* 100: 149–157.
- Ausband, D. E., C. R. Stansbury, J. L. Stenglein, J. L. Struthers, and L. P. Waits. 2015. "Recruitment in a Social Carnivore Before and After Harvest." *Animal Conservation* 18: 415–423.
- Ballard, W., L. A. Ayres, P. Krausman, D. Reed, and S. Fancy. 1997. "Ecology of Wolves in Relation to a Migratory Caribou Herd in Northwest Alaska." *Wildlife Monographs* 135: 3–47.
- Ballard, W. B., J. S. Whitman, and C. L. Gardner. 1987. "Ecology of an Exploited Wolf Population in South-Central Alaska." *Wildlife Monographs* 98: 3–54.
- Bangs, E. E., S. H. Fritts, J. A. Fontaine, et al. 1998. "Status of Gray Wolf Restoration in Montana, Idaho, and Wyoming." *Wildlife Society Bulletin* 26: 785–798.

- Barber-Meyer, S. M., T. J. Wheeldon, and L. D. Mech. 2021. "The Importance of Wilderness to Wolf (*Canis lupus*) Survival and Cause-Specific Mortality Over 50 Years." *Biological Conservation* 258: 109145.
- Barroso, I., V. Pimenta, N. Santos, R. Godinho, and C. Pimenta. 2016. Sistema de Monitorização de Lobos Mortos: atualização dos resultados entre 1999 e 2015. *IV Congresso Ibérico do Lobo*.
- Behr, D. M., F. H. Hodel, G. Cozzi, J. W. McNutt, and A. Ozgul. 2023. "Higher Mortality Is Not a Universal Cost of Dispersal: A Case Study in African Wild Dogs." *American Naturalist* 202: 616–629.
- Benson, J. F., K. D. Dougherty, P. Beier, et al. 2023. "The Ecology of Human-Caused Mortality for a Protected Large Carnivore." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 120: e2220030120.
- Benson, J. F., P. J. Mahoney, T. J. Wheeldon, et al. 2024. "Humans Drive Spatial Variation in Mortality Risk for a Threatened Wolf Population in a Canis Hybrid Zone." *Journal of Applied Ecology* 61: 700–712.
- Benson, J. F., B. R. Patterson, and P. J. Mahoney. 2014. "A Protected Area Influences Genotype-Specific Survival and the Structure of a Canis Hybrid Zone." *Ecology* 95: 254–264.
- Benson, J. F., J. A. Siskich, and S. P. D. Riley. 2020. "Survival and Competing Mortality Risks of Mountain Lions in a Major Metropolitan Area." *Biological Conservation* 241: 108294.
- Blanco, J. C., and Y. Cortés. 2007. "Dispersal Patterns, Social Structure and Mortality of Wolves Living in Agricultural Habitats in Spain." *Journal of Zoology* 273: 114–124.
- Blanco, J. C., and Y. Cortés. 2009. "Ecological and Social Constraints of Wolf Recovery in Spain." In *A New Era for Wolves and People: Wolf Recovery, Human Attitudes, and Policy*, 41–66. University of Calgary Press.
- Blanco, J. C., S. Reig, and L. de la Cuesta. 1992. "Distribution, Status and Conservation Problems of the Wolf *Canis lupus* in Spain." *Biological Conservation* 60: 73–80.
- Boltani, L. 2025. *Canis lupus* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2025: e. T3746A216872082.
- Boltani, L., M. Phillips, and Y. Jhala. 2018. *Canis lupus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e. T3746A119623865.
- Bond, M. L., D. E. Lee, and M. Panfili. 2023. "Extinction Risks and Mitigation for a Megaherbivore, the Giraffe, in a Human-Influenced Landscape Under Climate Change." *Global Change Biology* 29: 6693–6712.
- Bonte, D., H. Van Dyck, J. M. Bullock, et al. 2012. "Costs of Dispersal." *Biological Reviews* 87: 290–312.
- Borg, B. L., S. M. Arthur, N. A. Broman, et al. 2016. "Implications of Harvest on the Boundaries of Protected Areas for Large Carnivore Viewing Opportunities." *PLoS One* 11: e0153808.
- Borg, B. L., S. M. Brainerd, T. J. Meier, and L. R. Prugh. 2015. "Impacts of Breeder Loss on Social Structure, Reproduction and Population Growth in a Social Canid." *Journal of Animal Ecology* 84: 177–187.
- Boyd, D. K., P. C. Paquet, S. Donelon, R. R. Ream, D. H. Pletscher, and C. C. White. 1995. "Transboundary Movements of a Recolonizing Wolf Population in the Rocky Mountains." In *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*, edited by P. C. Paquet, 135–140. Canadian Circumpolar Institute.
- Boyd, D. K., and D. H. Pletscher. 1999. "Characteristics of Dispersal in a Colonizing Wolf Population in the Central Rocky Mountains." *Journal of Wildlife Management* 63: 1094–1108.
- Brainerd, S. M., H. Andrén, E. E. Bangs, et al. 2008. "The Effects of Breeder Loss on Wolves." *Journal of Wildlife Management* 72: 89–98.
- Brandell, E. E., A. P. Dobson, P. J. Hudson, P. C. Cross, and D. W. Smith. 2021. "A Metapopulation Model of Social Group Dynamics and Disease Applied to Yellowstone Wolves." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118: e2020023118.
- Brearely, G., J. Rhodes, A. Bradley, et al. 2013. "Wildlife Disease Prevalence in Human-Modified Landscapes." *Biological Reviews* 88: 427–442.
- Brons, M., L. Dijkstra, and J. Nicolás Ibáñez. 2022. *Road Infrastructure in Europe: Road Length and Its Impact on Road Performance*. Publications Office of the European Union WP.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1984. "Tests of Compensatory vs. Additive Hypotheses of Mortality in Mallards." *Ecology* 65: 105–112.
- Candille, S. I., C. B. Kaelin, B. M. Cattanach, et al. 2007. "A β -Defensin Mutation Causes Black Coat Color in Domestic Dogs." *Science* 318: 1418–1423.
- Caniglia, R., E. Fabbri, S. Cubaynes, O. Gimenez, J. D. Lebreton, and E. Randi. 2012. "An Improved Procedure to Estimate Wolf Abundance Using Non-Invasive Genetic Sampling and Capture-Recapture Mixture Models." *Conservation Genetics* 13: 53–64.
- Cassidy, B., D. W. Smith, K. Cassidy, D. Stahler, and M. Hebblewhite. 2024. "Harvest of Transboundary Grey Wolves From Yellowstone National Park Is Largely Additive." *Journal of Applied Ecology* 61: 2180–2193.
- Cassidy, K. A., B. L. Borg, K. J. Klauder, et al. 2023. "Human-Caused Mortality Triggers Pack Instability in Gray Wolves." *Frontiers in Ecology and the Environment* 21: 356–362.
- Cassidy, K. A., D. R. MacNulty, D. R. Stahler, D. W. Smith, and L. D. Mech. 2015. "Group Composition Effects on Aggressive Interpack Interactions of Gray Wolves in Yellowstone National Park." *Behavioral Ecology* 26: 1352–1360.
- Chakrabarti, S., S. T. O'Neill, J. Erb, C. Humpal, and J. K. Bump. 2022. "Recent Trends in Survival and Mortality of Wolves in Minnesota, United States." *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 826358.
- Chapron, G., P. Kaczensky, J. D. C. Linnell, et al. 2014. "Recovery of Large Carnivores in Europe's Modern Human-Dominated Landscapes." *Science* 346: 1517–1519.
- Chapron, G., and A. Treves. 2016. "Blood Does Not Buy Goodwill: Allowing Culling Increases Poaching of a Large Carnivore." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20152939.
- Chapron, G., C. Wikenros, O. Liberg, et al. 2016. "Estimating Wolf (*Canis lupus*) Population Size From Number of Packs and an Individual Based Model." *Ecological Modelling* 339: 33–44.
- Chavez, A. S., and E. M. Gese. 2006. "Landscape Use and Movements of Wolves in Relation to Livestock in a Wildland-Agriculture Matrix." *Journal of Wildlife Management* 70: 1079–1086.
- Christie, A. P., T. Amano, P. A. Martin, et al. 2021. "The Challenge of Biased Evidence in Conservation." *Conservation Biology* 35: 249–262.
- Clucci, P., G. Chapron, V. Guberti, and L. Boltani. 2007. "Estimation of Mortality Parameters From (Biased) Samples at Death: Are We Getting the Basics Right in Wildlife Field Studies? A Response to Lovari et al. (2007)." *Journal of Zoology* 273: 125–127.
- Clutton-Brock, T. 2021. "Social Evolution in Mammals." *Science* 373: eabc9699.
- Colino-Rabanal, V. J., M. Lizana, and S. J. Peris. 2011. "Factors Influencing Wolf *Canis lupus* Roadkills in Northwest Spain." *European Journal of Wildlife Research* 57: 399–409.
- Collins, C., and R. Kays. 2011. "Causes of Mortality in North American Populations of Large and Medium-Sized Mammals." *Animal Conservation* 14: 474–483.

- Coulson, T., D. R. MacNulty, D. R. Stahler, B. VonHoldt, R. K. Wayne, and D. W. Smith. 2011. "Modeling Effects of Environmental Change on Wolf Population Dynamics, Trait Evolution, and Life History." *Science* 334: 1275–1278.
- Creel, S., M. Becker, D. Christianson, et al. 2015. "Questionable Policy for Large Carnivore Hunting: U.S. Wolf-Hunting Policies Do Not Align With Ecological Theory or Data." *Science* 350: 1473–1475.
- Creel, S., and J. J. Rotella. 2010. "Meta-Analysis of Relationships Between Human Offtake, Total Mortality and Population Dynamics of Gray Wolves (*Canis lupus*)." *PLoS One* 5: e12918.
- Crone, E. E. 2001. "Is Survivorship a Better Fitness Surrogate Than Fecundity?" *Evolution* 55: 2611–2614.
- Crooks, K. R., C. L. Burdett, D. M. Theobald, et al. 2017. "Quantification of Habitat Fragmentation Reveals Extinction Risk in Terrestrial Mammals." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: 7635–7640.
- Crouse, K. N., N. P. Desai, K. A. Cassidy, E. E. Stahler, C. L. Lehman, and M. L. Wilson. 2022. "Larger Territories Reduce Mortality Risk for Chimpanzees, Wolves, and Agents: Multiple Lines of Evidence in a Model Validation Framework." *Ecological Modelling* 471: 110063.
- Cubaynes, S., D. R. Macnulty, D. R. Stahler, K. A. Quimby, D. W. Smith, and T. Coulson. 2014. "Density-Dependent Intraspecific Aggression Regulates Survival in Northern Yellowstone Wolves (*Canis lupus*)." *Journal of Animal Ecology* 83: 1344–1356.
- Cubaynes, S., R. Pradel, R. Choquet, et al. 2010. "Importance of Accounting for Detection Heterogeneity When Estimating Abundance: The Case of French Wolves." *Conservation Biology* 24: 621–626.
- Dahl, E. L., K. Bevanger, T. Nygård, E. Røskft, and B. G. Stokke. 2012. "Reduced Breeding Success in White-Tailed Eagles at Smøla Windfarm, Western Norway, Is Caused by Mortality and Displacement." *Biological Conservation* 145: 79–85.
- Darimont, C. T., C. H. Fox, H. M. Bryan, and T. E. Reimchen. 2015. "The Unique Ecology of Human Predators." *Science* 349: 858–860.
- Di Marco, M., B. Collen, C. Rondinini, and G. M. Mace. 2015. "Historical Drivers of Extinction Risk: Using Past Evidence to Direct Future Monitoring." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20150928.
- Durá-Alemañ, C. J., F. Almarcha, J. A. Sánchez-Zapata, I. Pérez-Ibarra, and Z. Morales-Reyes. 2024. "Land of Wolves, School of Shepherds: The Importance of Pastoral Knowledge on Co-Existence With Large Carnivores." *Ecosystems and People* 20: 2422910.
- European Environment Agency. 2020. *Canis lupus – Assessments on Conservation Status (Article 17 Reporting)*. EIONET.
- Fernández-Gil, A., J. Naves, A. Ordiz, M. Quevedo, E. Revilla, and M. Delibes. 2016. "Conflict Misleads Large Carnivore Management and Conservation: Brown Bears and Wolves in Spain." *PLoS One* 11: e0151541.
- Forbes, G. J. 1995. "Influences of a Migratory Deer Herd on Wolf Movements and Mortality in and Near Algonquin Park, Ontario." In *Ecology and Conservation of Wolves in a Changing World*, 303–314. Circumpolar Polar Press.
- Forbes, G. J., and J. B. Theberge. 1996. "Cross-Boundary Management of Algonquin Park Wolves." *Conservation Biology* 10: 1091–1097.
- Forman, R. T. T. 2000. "Estimate of the Area Affected Ecologically by the Road System in the United States." *Conservation Biology* 14: 31–35.
- Forshner, S. A., P. C. Paquet, F. G. M. Burrows, G. K. Neale, K. D. Wade, and W. M. Samuel. 2004. "Demographic Patterns and Limitation of Grey Wolves, *Canis lupus*, in and Near Pukaskwa National Park, Ontario." *Canadian Field-Naturalist* 118: 95–104.
- Franklin, J. F. 1989. "Importance and Justification of Long-Term Studies in Ecology." In *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*, 3–19. Springer New York.
- Fritts, S. H., and D. Mech. 1981. "Dynamics, Movements, and Feeding Ecology of a Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota." *Wildlife Monographs* 80: 3–79.
- Fritts, S. H., W. J. Paul, and L. D. Mech. 1985. "Can Relocated Wolves Survive?" *Wildlife Society Bulletin (1973–2006)* 13: 459–463.
- Fuller, T. K. 1989. "Population Dynamics of Wolves in North-Central Minnesota." *Wildlife Monographs* 105: 3–41.
- Fuller, T. K., L. D. Mech, and J. F. Cochrane. 2003. "Wolf Population Dynamics." In *Wolves: Behaviour, Ecology and Conservation*, 161–191. University of Chicago Press.
- Gaillard, J. M., and N. G. Yoccoz. 2003. "Temporal Variation in Survival of Mammals: A Case of Environmental Canalization?" *Ecology* 84: 3294–3306.
- Gehring, T. M., B. E. Kohn, J. L. Gehring, and E. M. Anderson. 2003. "Limits to Plasticity in Gray Wolf, *Canis Lupus*, Pack Structure: Conservation Implications for Recovering Populations." *Canadian Field-Naturalist* 117: 419–423.
- Gervasi, V., L. Boltani, D. Paetkau, M. Posillico, E. Randi, and P. Ciucci. 2017. "Estimating Survival in the Apennine Brown Bear Accounting for Uncertainty in Age Classification." *Population Ecology* 59: 119–130.
- Giraudeau, P. 2024. Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists [R Package pgirmess Version 2.0.3]. Comprehensive R Archive Network (CRAN).
- Graham, K., A. P. Beckerman, and S. Thirgood. 2005. "Human–Predator–Prey Conflicts: Ecological Correlates, Prey Losses and Patterns of Management." *Biological Conservation* 122: 159–171.
- Gude, J. A., M. S. Mitchell, R. E. Russell, et al. 2012. "Wolf Population Dynamics in the U.S. Northern Rocky Mountains Are Affected by Recruitment and Human-Caused Mortality." *Journal of Wildlife Management* 76: 108–118.
- Harrington, F. H., L. David Mech, and S. H. Fritts. 1983. "Pack Size and Wolf Pup Survival: Their Relationship Under Varying Ecological Conditions." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 19–26.
- Hayes, R. D., and A. S. Harestad. 2000. "Demography of a Recovering Wolf Population in the Yukon." *Canadian Journal of Zoology* 78: 36–48.
- Hebblewhite, M., and J. Whittington. 2020. "Wolves Without Borders: Transboundary Survival of Wolves in Banff National Park Over Three Decades." *Global Ecology and Conservation* 24: e01293.
- Hedrick, P. W., J. A. Robinson, R. O. Peterson, and J. A. Vucetich. 2019. "Genetics and Extinction and the Example of Isle Royale Wolves." *Animal Conservation* 22: 302–309.
- Hefner, R., and E. Geffen. 1999. "Group Size and Home Range of the Arabian Wolf (*Canis lupus*) in Southern Israel." *Journal of Mammalogy* 80: 611–619.
- Helsey, D. M., and T. K. Fuller. 1985. "Evaluation of Survival and Cause-Specific Mortality Rates Using Telemetry Data." *Journal of Wildlife Management* 49: 668–674.
- Hill, J. E., H. M. Boone, M. G. Gantchoff, et al. 2022. "Quantifying Anthropogenic Wolf Mortality in Relation to Hunting Regulations and Landscape Attributes Across North America." *Ecology and Evolution* 12: e8875.
- Hill, J. E., T. L. DeVault, and J. L. Belant. 2019. "Cause-Specific Mortality of the World's Terrestrial Vertebrates." *Global Ecology and Biogeography* 28: 680–689.
- Hinton, J. W., G. C. White, D. R. Rabon, and M. J. Chamberlain. 2017. "Survival and Population Size Estimates of the Red Wolf." *Journal of Wildlife Management* 81: 417–428.

- Horne, J. S., D. E. Ausband, M. A. Hurley, J. Struthers, J. E. Berg, and K. Groth. 2019. "Integrated Population Model to Improve Knowledge and Management of Idaho Wolves." *Journal of Wildlife Management* 83: 32–42.
- Houslay, T. M., P. Vulllound, M. Zöttl, and T. H. Clutton-Brock. 2020. "Benefits of Cooperation in Captive Damaraland Mole-Rats." *Behavioral Ecology* 31: 711–718.
- Huber, D., J. Kusak, A. Frkovic, G. Guzvića, and T. Gomercic. 2002. "Causes of Wolf Mortality in Croatia in the Period 1986–2001." *Veterinarski Arhiv* 72: 131–140.
- Jackson, N. D., and L. Fahrig. 2011. "Relative Effects of Road Mortality and Decreased Connectivity on Population Genetic Diversity." *Biological Conservation* 144: 3143–3148.
- Jędrzejewska, B., W. Jędrzejewski, A. N. Bunovich, L. Miłkowski, and H. Okarma. 1996. "Population Dynamics of Wolves *Canis lupus* in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in Relation to Hunting by Humans, 1847–1993." *Mammal Review* 26: 103–126.
- Jędrzejewski, W., W. Branicki, C. Velt, et al. 2005. "Genetic Diversity and Relatedness Within Packs in an Intensely Hunted Population of Wolves *Canis lupus*." *Acta Theriologica* 50: 3–22.
- Jędrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jędrzejewska, and R. Kowalczyk. 2007. "Territory Size of Wolves *Canis lupus*: Linking Local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-Scale Patterns." *Ecography* 30: 66–76.
- Jimenez, M. D., E. E. Bangs, D. K. Boyd, et al. 2017. "Wolf Dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008." *Journal of Wildlife Management* 81: 581–592.
- Kaczensky, P. 1997. "Large Carnivore Depredation on Livestock in Europe." *Ursus*: 59–71.
- Kaczensky, P., N. Enkhsaikhan, O. Ganbaatar, and C. Walzer. 2008. "The Great Gobi B Strictly Protected Area in Mongolia – Refuge or Sink for Wolves *Canis lupus* in the Gobi." *Wildlife Biology* 14: 444–456.
- Kaczensky, P., J. D. C. Linnell, D. Huber, et al. 2021. Distribution of Large Carnivores in Europe 2012–2016: Distribution Maps for Brown Bear, Eurasian Lynx, Grey Wolf, and Wolverine. Dryad.
- Kaczensky, P., N. Ranc, J. Hatlauf, J. C. Payne, and L. Boltani. 2024. "Large Carnivore Distribution Maps and Population Updates 2017–2022/23." In *Report to the European Commission Under Contract N° 09.0201/2023/907799/SER/ENV.D.3 "Support for Coexistence With Large Carnivores", "B.4 Update of the Distribution Maps"*, 133. IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) and Istituto di Ecologia Applicata (IEA).
- Kaplan, E. L., and P. Meier. 1958. "Nonparametric Estimation From Incomplete Observations." *Journal of the American Statistical Association* 53: 457–481.
- Kappeler, P. M., S. Cremer, and C. L. Nunn. 2015. "Sociality and Health: Impacts of Sociality on Disease Susceptibility and Transmission in Animal and Human Societies." *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences* 370: 20140116.
- Keller, L. F., and D. M. Waller. 2002. "Inbreeding Effects in Wild Populations." *Trends in Ecology & Evolution* 17: 230–241.
- Kissui, B. M. 2008. "Livestock Predation by Lions, Leopards, Spotted Hyenas, and Their Vulnerability to Retaliatory Killing in the Maasai Steppe, Tanzania." *Animal Conservation* 11: 422–432.
- Kojola, I., J. Aspi, A. Hakala, S. Heikkinen, C. Ilmoni, and S. Ronkainen. 2006. "Dispersal in an Expanding Wolf Population in Finland." *Journal of Mammalogy* 87: 281–286.
- Kojola, I., V. Hallikainen, T. Helle, and J. E. Swenson. 2018. "Can Only Poorer European Countries Afford Large Carnivores?" *PLoS One* 13: e0194711.
- Kojola, I., S. Kaartinen, A. Hakala, S. Heikkinen, and H.-M. Voipio. 2009. "Dispersal Behavior and the Connectivity Between Wolf Populations in Northern Europe." *Journal of Wildlife Management* 73: 309–313.
- Kuijper, D. P. J., M. Churski, A. Trouwborst, et al. 2019. "Keep the Wolf From the Door: How to Conserve Wolves in Europe's Human-Dominated Landscapes?" *Biological Conservation* 235: 102–111.
- Kuijper, D. P. J., E. Sahlén, B. Elmhagen, et al. 2016. "Paws Without Claws? Ecological Effects of Large Carnivores in Anthropogenic Landscapes." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20161625.
- Kusak, J., A. M. Skrbinišek, and D. Huber. 2005. "Home Ranges, Movements, and Activity of Wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian Part of Dinarids, Croatia." *European Journal of Wildlife Research* 51: 254–262.
- Kuzyk, G. W., J. Kneteman, and F. K. A. Schmiegelow. 2006. "Pack Size of Wolves, *Canis lupus*, on Caribou, *Rangifer tarandus*, Winter Ranges in Westcentral Alberta." *Canadian Field-Naturalist* 120: 313–318.
- Liberg, O., H. Andrén, H. C. Pedersen, et al. 2005. "Severe Inbreeding Depression in a Wild Wolf (*Canis lupus*) Population." *Biology Letters* 1: 17–20.
- Liberg, O., G. Chapron, P. Wabakken, H. C. Pedersen, N. Thompson Hobbs, and H. Sand. 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.
- Liberg, O., H. Sand, P. Wabakken, and H. C. Pedersen. 2008. "Dodlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen." *Viltskadecenter Rapport* 1: 1–42.
- Liberg, O., J. Suutarinen, M. Åkesson, et al. 2020. "Poaching-Related Disappearance Rate of Wolves in Sweden Was Positively Related to Population Size and Negatively to Legal Culling." *Biological Conservation* 243: 108456.
- Light, D. S., and S. H. Fritts. 1994. "Gray Wolf (*Canis lupus*) Occurrences in the Dakotas." *American Midland Naturalist* 132: 74–81.
- Llaneza, L., F. Alvares, A. Ordiz, P. Sierra, and A. Uzal Fernandez. 2004. "Distribución y Aspectos Poblacionales del Lobo Ibérico en la Provincia de Ourense." *Ecologia* 18: 227–238.
- Llaneza, L., and A. Ordiz. 2003. "Distribución y aspectos poblacionales del lobo ibérico (*Canis lupus signatus*) en la provincia de Lugo." *Galemys* 15: 55–66.
- Loss, S. R., T. Will, and P. P. Marra. 2012. "Direct Human-Caused Mortality of Birds: Improving Quantification of Magnitude and Assessment of Population Impact." *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 357–364.
- Lovari, S., A. Sforzi, C. Scala, and R. Fico. 2007. "Mortality Parameters of the Wolf in Italy: Does the Wolf Keep Himself From the Door?" *Journal of Zoology* 272: 117–124.
- Maag, N., M. Paniw, G. Cozzi, M. Manser, T. Clutton-Brock, and A. Ozgul. 2022. "Dispersal Decreases Survival but Increases Reproductive Opportunities for Subordinates in a Cooperative Breeder." *American Naturalist* 199: 679–690.
- MacNulty, D. R., D. W. Smith, J. A. Vucetich, L. D. Mech, D. R. Stahler, and C. Packer. 2009. "Predatory Senescence in Ageing Wolves." *Ecology Letters* 12: 1347–1356.
- Madhusudan, M. D. 2003. "Living Amidst Large Wildlife: Livestock and Crop Depredation by Large Mammals in the Interior Villages of Bhadra Tiger Reserve, South India." *Environmental Management* 31: 466–475.
- Mancinelli, S., L. Boltani, and P. Clucchi. 2018. "Determinants of Home Range Size and Space Use Patterns in a Protected Wolf (*Canis lupus*) Population in the Central Apennines, Italy." *Canadian Journal of Zoology* 96: 828–838.

- Markham, A. C., L. R. Gesquiere, S. C. Alberts, and J. Altmann. 2015. "Optimal Group Size in a Highly Social Mammal." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 14882–14887.
- Marquard Petersen, U. 2008. "Reproduction and Mortality of the High Arctic Wolf, *Canis lupus arctos*, in Northeast Greenland, 1978–1998." *Canadian Field-Naturalist* 122: 142–152.
- Marquard-Petersen, U. 2012. "Decline and Extermination of an Arctic Wolf Population in East Greenland, 1899–1939." *Arctic* 65: 155–166.
- Marucco, F., E. Avanzinelli, and M. Colombo. 2012. Il Monitoraggio del lupo in regione Piemonte I dati raccolti nell'inverno 2011–2012. Regione Piemonte.
- Marucco, F., D. H. Pletscher, L. Boltani, M. K. Schwartz, K. L. Pilgrim, and J. Lebreton. 2009. "Wolf Survival and Population Trend Using Non-Invasive Capture–Recapture Techniques in the Western Alps." *Journal of Applied Ecology* 46: 1003–1010.
- Mech, L., and S. Goyal. 2011. "Parsing Demographic Effects of Canine Parvovirus on a Minnesota Wolf Population." *Journal of Veterinary Medicine and Animal Health* 3: 27–30.
- Mech, L. D. 1977. "Productivity, Mortality, and Population Trends of Wolves in Northeastern Minnesota." *Journal of Mammalogy* 58: 559–574.
- Mech, L. D. 1989. "Wolf Population Survival in an Area of High Road Density." *American Midland Naturalist* 121: 387–389.
- Mech, L. D., and S. M. Barber-Meyer. 2017. "Seasonality of Intraspecific Mortality by Gray Wolves." *Journal of Mammalogy* 98: 1538–1546.
- Mech, L. D., and S. M. Goyal. 1993. "Canine Parvovirus Effect on Wolf Population Change and Pup Survival." *Journal of Wildlife Diseases* 29: 330–333.
- Mech, L. D., and S. M. Goyal. 1995. "Effects of Canine Parvovirus on Gray Wolves in Minnesota." *Journal of Wildlife Management* 59: 565–570.
- Mech, L. D., and S. Tracy. 2004. "Record High Wolf, *Canis lupus*, Pack Density." *Canadian Field-Naturalist* 118: 127–129.
- Meijer, J. R., M. A. J. Huijbregts, K. C. G. J. Schotten, and A. M. Schipper. 2018. "Global Patterns of Current and Future Road Infrastructure." *Environmental Research Letters* 13: 064006.
- Mendenhall, C. D., D. S. Karp, C. F. J. Meyer, E. A. Hadly, and G. C. Daily. 2014. "Predicting Biodiversity Change and Averting Collapse in Agricultural Landscapes." *Nature* 509: 213–217.
- Merli, E., L. Mattioli, E. Bassi, et al. 2023. "Estimating Wolf Population Size and Dynamics by Field Monitoring and Demographic Models: Implications for Management and Conservation." *Animals* 13: 1735.
- Messier, F. 1985. "Social Organization, Spatial Distribution, and Population Density of Wolves in Relation to Moose Density." *Canadian Journal of Zoology* 63: 1068–1077.
- Milleret, C., P. Dupont, M. Åkesson, et al. 2022. Estimates of wolf density, abundance, and population dynamics in Scandinavia, 2013–2022.
- Milleret, C., P. Wabakken, O. Liberg, et al. 2017. "Let's Stay Together? Intrinsic and Extrinsic Factors Involved in Pair Bond Dissolution in a Recolonizing Wolf Population." *Journal of Animal Ecology* 86: 43–54.
- Mitchell, M. S., E. A. David, C. A. Sime, et al. 2008. "Estimation of Successful Breeding Pairs for Wolves in the Northern Rocky Mountains, USA." *Journal of Wildlife Management* 72: 881–891.
- Moore, L. J., S. O. Petrovan, A. J. Bates, et al. 2023. "Demographic Effects of Road Mortality on Mammalian Populations: A Systematic Review." *Biological Reviews* 98: 1033–1050.
- Morales-González, A., A. Fernández-Gil, M. Quevedo, and E. Revilla. 2022. "Patterns and Determinants of Dispersal in Grey Wolves (*Canis lupus*)." *Biological Reviews* 97: 466–480.
- Morales-González, A., H. Ruiz-Villar, A. Ordiz, and V. Penteriani. 2020. "Large Carnivores Living Alongside Humans: Brown Bears in Human-Modified Landscapes." *Global Ecology and Conservation* 22: e00937.
- Mörner, T., H. Eriksson, C. Bröjer, et al. 2005. "Diseases and Mortality in Free-Ranging Brown Bear (*Ursus arctos*), Gray Wolf (*Canis lupus*), and Wolverine (*Gulo gulo*) in Sweden." *Journal of Wildlife Diseases* 41: 298–303.
- Murray, D. L. 2006. "On Improving Telemetry-Based Survival Estimation." *Journal of Wildlife Management* 70: 1530–1543.
- Murray, D. L., D. W. Smith, E. E. Bangs, et al. 2010. "Death From Anthropogenic Causes Is Partially Compensatory in Recovering Wolf Populations." *Biological Conservation* 143: 2514–2524.
- Musto, C., J. Cerri, M. Galaverni, et al. 2021. "Men and Wolves: Anthropogenic Causes Are an Important Driver of Wolf Mortality in Human-Dominated Landscapes in Italy." *Global Ecology and Conservation* 32: e01892.
- Nakamura, M., H. Rio-Malor, R. Godinho, F. Petrucci-Fonseca, and F. Álvares. 2021. "Source-Sink Dynamics Promote Wolf Persistence in Human-Modified Landscapes: Insights From Long-Term Monitoring." *Biological Conservation* 256: 109075.
- Nisl, A. C., J. F. Benson, R. King, and C. C. Wilmsers. 2023. "Habitat Fragmentation Reduces Survival and Drives Source–Sink Dynamics for a Large Carnivore." *Ecological Applications* 33: e2822.
- Nowak, S., R. W. Mysłajek, and B. Jedrzejewska. 2008. "Density and Demography of Wolf, *Canis lupus* Population in the Western-Most Part of the Polish Carpathian Mountains, 1996–2003." *Folia Zoologica* 57: 392.
- Nowak, S., and R. W. Mysłajek. 2016. "Wolf Recovery and Population Dynamics in Western Poland, 2001–2012." *Mammal Research* 61: 83–98.
- Nowak, S., and R. W. Mysłajek. 2017. "Response of the Wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) Population to Various Management Regimes at the Edge of Its Distribution Range in Western Poland, 1951–2012." *Applied Ecology and Environmental Research* 15: 187–203.
- Nowak, S., M. Żmihorski, M. Figura, P. Stachyra, and R. W. Mysłajek. 2021. "The Illegal Shooting and Snaring of Legally Protected Wolves in Poland." *Biological Conservation* 264: 109367.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, and D. McGinn. 2020. *vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.5–7.
- Oliynyk, R. T. 2023. "Human-Caused Wolf Mortality Persists for Years After Discontinuation of Hunting." *Scientific Reports* 13: 11084.
- O'Neill, S. T., J. K. Bump, and D. E. Beyer. 2017. "Spatially Varying Density Dependence Drives a Shifting Mosaic of Survival in a Recovering Apex Predator (*Canis lupus*)." *Ecology and Evolution* 7: 9518–9530.
- Ordiz, A., R. Bischof, and J. E. Swenson. 2013. "Saving Large Carnivores, but Losing the Apex Predator?" *Biological Conservation* 168: 128–133.
- Ordiz, A., D. Canestrari, and J. Echegaray. 2024. "Large Carnivore Management at Odds: Science or Prejudice?" *Global Ecology and Conservation* 54: e03202.
- Paniw, M., C. Duncan, F. Groenewoud, et al. 2022. "Higher Temperature Extremes Exacerbate Negative Disease Effects in a Social Mammal." *Nature Climate Change* 12: 284–290.
- Paniw, M., N. Maag, G. Cozzi, T. Clutton-Brock, and A. Ozgul. 2019. "Life History Responses of Meerkats to Seasonal Changes in Extreme Environments." *Science* 363: 631–635.
- Paquet, P. C., and L. N. Carbyn. 2003. "Gray wolf." In *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*, 482–510. Johns Hopkins University Press.

- Parker, G. R., and S. Luttich. 1986. "Characteristics of the Wolf (*Canis lupus Labradorius* Goldman) in Northern Quebec and Labrador." *Arctic* 39: 145–149.
- Person, D. K., and A. L. Russell. 2008. "Correlates of Mortality in an Exploited Wolf Population." *Journal of Wildlife Management* 72: 1540–1549.
- Peterson, R. O., and R. E. Page. 1988. "The Rise and Fall of Isle Royale Wolves, 1975–1986." *Journal of Mammalogy* 69: 89–99.
- Peterson, R. O., N. J. Thomas, J. M. Thurber, J. A. Vucetich, and T. A. Waite. 1998. "Population Limitation and the Wolves of Isle Royale." *Journal of Mammalogy* 79: 828–841.
- Peterson, R. O., J. D. Woolington, and T. N. Bailey. 1984. "Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska." *Wildlife Monographs* 88: 3–52.
- Petracca, L. S., B. Gardner, B. T. Maletzke, and S. J. Converse. 2024. "Merging Integrated Population Models and Individual-Based Models to Project Population Dynamics of Recolonizing Species." *Biological Conservation* 289: 110340.
- Planillo, A., I. Reinhardt, G. Kluth, et al. 2024. "Habitat and Density Effects on the Demography of an Expanding Wolf Population in Central Europe." *Wildlife Biology* 6: e01246.
- Plaschke, M., M. Bhardwaj, H. J. König, E. Wenz, K. Dobláš, and A. T. Ford. 2021. "Green Bridges in a Re-Colonizing Landscape: Wolves (*Canis lupus*) in Brandenburg, Germany." *Conservation Science and Practice* 3: e364.
- Pletscher, D. H., R. R. Ream, D. K. Boyd, M. W. Fairchild, and K. E. Kunkel. 1997. "Population Dynamics of a Recolonizing Wolf Population." *Journal of Wildlife Management* 61: 459–465.
- Potvin, F. 1988. "Wolf Movements and Population Dynamics in Papineau-Labelle Reserve, Quebec." *Canadian Journal of Zoology* 66: 1266–1273.
- Pyšek, P., P. E. Hulme, D. Simberloff, et al. 2020. "Scientists' Warning on Invasive Alien Species." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 95: 1511–1534.
- Quevedo, M., J. Echegaray, A. Fernández-Gil, et al. 2019. "Lethal Management May Hinder Population Recovery in Iberian Wolves." *Biodiversity and Conservation* 28: 415–432.
- R Core Team. 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Recio, M. R., A. Singer, P. Wabakken, and H. Sand. 2020. "Agent-Based Models Predict Patterns and Identify Constraints of Large Carnivore Recolonizations, a Case Study of Wolves in Scandinavia." *Biological Conservation* 251: 108752.
- Recio, M. R., B. Zimmermann, C. Wikenros, A. Zetterberg, P. Wabakken, and H. Sand. 2018. "Integrated Spatially-Explicit Models Predict Pervasive Risks to Recolonizing Wolves in Scandinavia From Human-Driven Mortality." *Biological Conservation* 226: 111–119.
- Reichmann, A., and D. Saltz. 2005. "The Golan Wolves: The Dynamics, Behavioral Ecology, and Management of an Endangered Pest." *Israel Journal of Zoology* 51: 87–133.
- Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, et al. 2014. "Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores." *Science* 343: 1241484.
- Santiago-Ávila, F. J., R. J. Chappell, and A. Treves. 2020. "Liberalizing the Killing of Endangered Wolves Was Associated With More Disappearances of Collared Individuals in Wisconsin, USA." *Scientific Reports* 10: 1–14.
- Santiago-Ávila, F. J., and A. Treves. 2022. "Poaching of Protected Wolves Fluctuated Seasonally and With Non-Wolf Hunting." *Scientific Reports* 12: 1738.
- Scandura, M., L. Iacolina, C. Capitani, A. Gazzola, L. Mattioli, and M. Apollonio. 2011. "Fine-Scale Genetic Structure Suggests Low Levels of Short-Range Gene Flow in a Wolf Population of the Italian Apennines." *European Journal of Wildlife Research* 57: 949–958.
- Schmidt, J. H., J. W. Burch, and M. C. MacCluskie. 2017. "Effects of Control on the Dynamics of an Adjacent Protected Wolf Population in Interior Alaska." *Wildlife Monographs* 198: 1–30.
- Schmidt, J. H., D. S. Johnson, M. S. Lindberg, and L. G. Adams. 2015. "Estimating Demographic Parameters Using a Combination of Known-Fate and Open N-Mixture Models." *Ecology* 96: 2583–2589.
- Seal, U. S., L. D. Mech, and V. Van Ballenberghe. 1975. "Blood Analyses of Wolf Pups and Their Ecological and Metabolic Interpretation." *Journal of Mammalogy* 56: 64–75.
- Sells, S. N., M. S. Mitchell, K. M. Podrutzny, et al. 2021. "Evidence of Economical Territory Selection in a Cooperative Carnivore." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288: 20210108.
- Selva, N., C. Bautista, A. Fernández-Gil, et al. 2023. "FAIR Data Would Alleviate Large Carnivore Conflict." *Science* 382: 893–894.
- Semenchuk, P., C. Plutzar, T. Kastner, et al. 2022. "Relative Effects of Land Conversion and Land-Use Intensity on Terrestrial Vertebrate Diversity." *Nature Communications* 13: 615.
- Serrouya, R., B. N. McLellan, H. van Oort, G. Mowat, and S. Boutin. 2017. "Experimental Moose Reduction Lowers Wolf Density and Stops Decline of Endangered Caribou." *PeerJ* 5: e3736.
- Sidorovich, V., A. Schnitzler, C. Schnitzler, and I. Rotenko. 2017. "Wolf Denning Behaviour in Response to External Disturbances and Implications for Pup Survival." *Mammalian Biology* 87: 89–92.
- Smietana, W., and J. Wajda. 1997. "Wolf Number Changes in Bieszczady National Park, Poland." *Acta Theriologica* 42: 241–252.
- Smith, D. W., and E. Almqvist. 2007. "Wolf Diseases in Yellowstone National Park." *Yellowstone Science* 15: 17–19.
- Smith, D. W., E. E. Bangs, J. K. Oakleaf, et al. 2010. "Survival of Colonizing Wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004." *Journal of Wildlife Management* 74: 620–634.
- Smith, D. W., and B. J. Cassidy. 2024. "Do Wolves Control Their Own Numbers? Understanding and Updating the Long Debate." *Wildlife Biology* 2024: e01299.
- Smith, D. W., M. C. Metz, K. A. Cassidy, et al. 2015. "Infanticide in Wolves: Seasonality of Mortalities and Attacks at Dens Support Evolution of Territoriality." *Journal of Mammalogy* 96: 1174–1183.
- Snyder-Mackler, N., J. R. Burger, L. Gaydos, et al. 2020. "Social Determinants of Health and Survival in Humans and Other Animals." *Science* 368: eaax9553.
- Stahler, D. R., D. R. MacNulty, R. K. Wayne, B. von Holdt, and D. W. Smith. 2013. "The Adaptive Value of Morphological, Behavioural and Life-History Traits in Reproductive Female Wolves." *Journal of Animal Ecology* 82: 222–234.
- Stenglein, J. L., T. R. Van Deelen, A. P. Wydeven, et al. 2015. "Mortality Patterns and Detection Bias From Carcass Data: An Example From Wolf Recovery in Wisconsin." *Journal of Wildlife Management* 79: 1173–1184.
- Stenglein, J. L., A. P. Wydeven, and T. R. Van Deelen. 2018. "Compensatory Mortality in a Recovering Top Carnivore: Wolves in Wisconsin, USA (1979–2013)." *Oecologia* 187: 99–111.
- Stier, A. C., J. F. Samhouri, M. Novak, et al. 2016. "Ecosystem Context and Historical Contingency in Apex Predator Recoveries." *Science Advances* 2: e1501769.
- Šuba, J., A. Žunna, G. Bagrade, et al. 2021. "Closer to Carrying Capacity: Analysis of the Internal Demographic Structure Associated With the Management and Density Dependence of a Controlled Wolf Population in Latvia." *Sustainability* 13: 9783.
- Sunde, P., S. Collet, K. Olsen, et al. 2021. "Where Have All the Young Wolves Gone? Traffic and Cryptic Mortality Create a Wolf Population

- Sink in Denmark and Northernmost Germany." *Conservation Letters* 14: e12812.
- SunderRaj, J., J. W. Rabe, K. A. Cassidy, R. McIntyre, D. R. Stahler, and D. W. Smith. 2022. "Breeding Displacement in Gray Wolves (*Canis lupus*): Three Males Usurp Breeding Position and Pup Rearing From a Neighboring Pack in Yellowstone National Park." *PLoS One* 17: e0256618.
- Suutarinen, J., and I. Kojola. 2017. "Poaching Regulates the Legally Hunted Wolf Population in Finland." *Biological Conservation* 215: 11–18.
- Suutarinen, J., and I. Kojola. 2018. "One Way or Another: Predictors of Wolf Poaching in a Legally Harvested Wolf Population." *Animal Conservation* 21: 414–422.
- Swanepoel, L. H., M. J. Somers, W. Van Hoven, et al. 2015. "Survival Rates and Causes of Mortality of Leopards *Panthera pardus* in Southern Africa." *Oryx* 49: 595–603.
- Tallian, A., P. Clucci, C. Milleret, et al. 2023. "Wolves in a Human World: Social Dynamics of the Northern Hemisphere's Most Iconic Social Carnivore." In *Social Strategies of Carnivorous Mammalian Predators: Hunting and Surviving as Families*, 89–138. Springer International Publishing.
- Theuerkauf, J., R. Gula, B. Pirga, et al. 2007. "Human Impact on Wolf Activity in the Bieszczady Mountains, SE Poland." In *Annales Zoologici Fennici*, 225–231. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Thiel, R. P. 1985. "Relationship Between Road Densities and Wolf Habitat Suitability in Wisconsin." *American Midland Naturalist* 113: 404–407.
- Trent, T. T., and O. J. Rongstad. 1974. "Home Range and Survival of Cottontail Rabbits in Southwestern Wisconsin." *Journal of Wildlife Management* 38: 459–472.
- Treves, A., K. A. Artelle, C. T. Darimont, and D. R. Parsons. 2017. "Mismeasured Mortality: Correcting Estimates of Wolf Poaching in the United States." *Journal of Mammalogy* 98: 1256–1264.
- Treves, A., J. A. Langenberg, J. V. López-Bao, and M. F. Rabenhorst. 2017. "Gray Wolf Mortality Patterns in Wisconsin From 1979 to 2012." *Journal of Mammalogy* 98: 17–32.
- Treves, A., and N. X. Louchouart. 2022. "Uncertainty and Precaution in Hunting Wolves Twice in a Year." *PLoS One* 17: e0259604.
- Treves, A., L. Naughton-Treves, and V. Shelley. 2013. "Longitudinal Analysis of Attitudes Toward Wolves." *Conservation Biology* 27: 315–323.
- Treves, A., F. J. Santiago-Ávila, and K. Putrevu. 2021. "Quantifying the Effects of Delisting Wolves After the First State Began Lethal Management." *PeerJ* 9: e11666.
- Turner, J. W., C. M. Prokopenko, K. A. Kingdon, D. L. J. Dupont, S. Zabihi-Seissan, and E. Vander Wal. 2023. "Death Comes for Us all: Relating Movement-Integrated Habitat Selection and Social Behavior to Human-Associated and Disease-Related Mortality Among Gray Wolves." *Oecologia* 202: 685–697.
- Urban, M. C., G. Bocedi, A. P. Hendry, et al. 2016. "Improving the Forecast for Biodiversity Under Climate Change." *Science* 353: aad8466.
- Van Ballenberghe, V., A. W. Erickson, and D. Byman. 1975. "Ecology of the Timber Wolf in Northeastern Minnesota." *Wildlife Monographs* 43: 3–43.
- Von Holdt, B. M., J. A. Cahill, Z. Fan, et al. 2016. "Whole-Genome Sequence Analysis Shows That Two Endemic Species of North American Wolf Are Admixtures of the Coyote and Gray Wolf." *Science Advances* 2: e1501714.
- Vucetich, J. A., R. O. Peterson, and T. A. Waite. 1997. "Effects of Social Structure and Prey Dynamics on Extinction Risk in Gray Wolves." *Conservation Biology* 11: 957–965.
- Wabakken, P., H. Sand, O. Liberg, and A. Björvall. 2001. "The Recovery, Distribution, and Population Dynamics of Wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978–1998." *Canadian Journal of Zoology* 79: 710–725.
- Watson, J. E. M., S. Chapman, G. Althor, S. Kearney, and J. E. M. Watson. 2017. "Changing Trends and Persisting Biases in Three Decades of Conservation Science." *Global Ecology and Conservation* 10: 32–42.
- Webb, N. F., J. R. Allen, and E. H. Merrill. 2011. "Demography of a Harvested Population of Wolves (*Canis lupus*) in West-Central Alberta, Canada." *Canadian Journal of Zoology* 89: 744–752.
- Wielgus, R. B., and F. L. Bunnell. 2000. "Possible Negative Effects of Adult Male Mortality on Female Grizzly Bear Reproduction." *Biological Conservation* 93: 145–154.
- Wolf, C., and W. J. Ripple. 2017. "Range Contractions of the World's Large Carnivores." *Royal Society Open Science* 4: 170052.
- Woodroffe, R. 2000. "Predators and People: Using Human Densities to Interpret Declines of Large Carnivores." *Animal Conservation Forum* 3: 165–173.
- Wydeven, A. P., J. E. Wiedenhoef, R. N. Schultz, et al. 2009. "History, Population Growth, and Management of Wolves in Wisconsin." In *Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States: An Endangered Species Success Story*, 87–105. Springer New York.
- Yusefi, G. H., J. C. Brito, M. Soofi, and K. Safi. 2022. "Hunting and Persecution Drive Mammal Declines in Iran." *Scientific Reports* 12: 17743.
- Zedrosser, A., S. M. J. G. Steyaert, H. Gossow, and J. E. Swenson. 2011. "Brown Bear Conservation and the Ghost of Persecution Past." *Biological Conservation* 144: 2163–2170.

Supporting Information

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section. **Table S1:** Scientific studies ($N=140$) on grey wolf mortality (up to October 2024) across the distribution range of the species. These are studies that provided data on the rates of mortality, the proportion of dead wolves by cause and/or the natural and human-related determinants of mortality. For each study we provide the reference, study area, wolf population and whether they correspond to grey literature. **Table S2:** Raw and standardised data on the annual rates of mortality documented in the scientific literature (up to October 2024) for the grey wolf across its distribution range. **Table S3:** Raw and standardised data on the proportion of dead individuals per cause documented in the scientific literature (up to October 2024) for the grey wolf across its distribution range. **Table S4:** Raw and standardised data on the natural and human-related determinants of mortality documented in the scientific literature (up to October 2024) for the grey wolf across its distribution range.