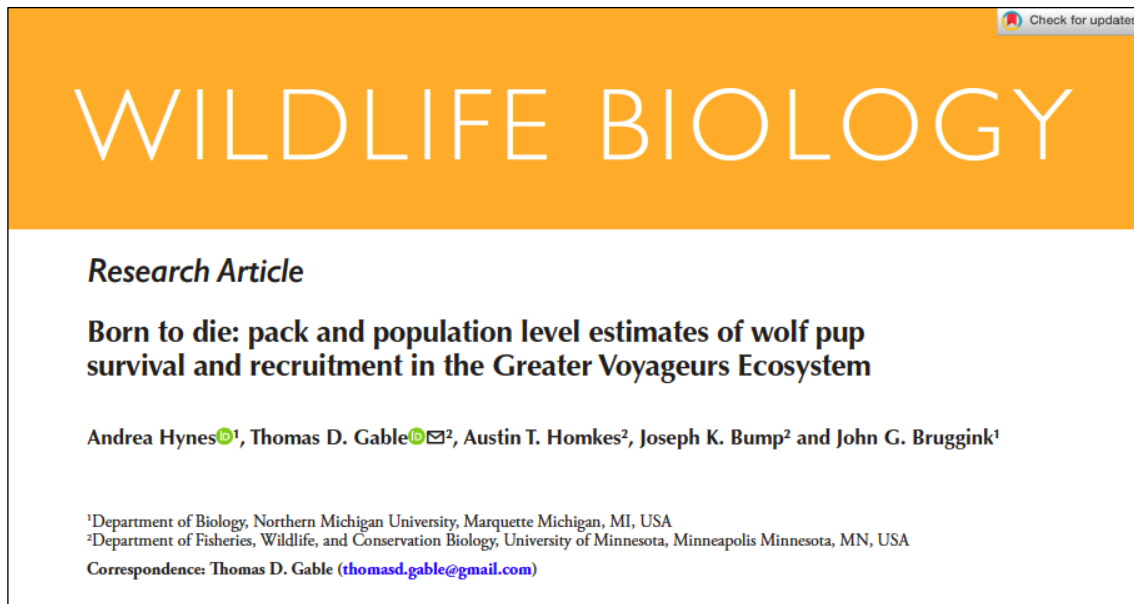


## Nés pour mourir : estimations de la survie et du recrutement des louveteaux au niveau de la meute et de la population dans le Grand Écosystème des Voyageurs



Wildlife Biology 2026: e01562  
doi: 10.1002/wlb3.01562

### Résumé

La survie des **louveteaux** (*Canis lupus*) est un facteur clé de la dynamique des populations de loups qui reste mal comprise, en particulier dans les écosystèmes forestiers, car les louveteaux sont difficiles à surveiller. Nous avons combiné des recensements de louveteaux dans les tanières et des observations par caméra à distance pour estimer la survie annuelle et le recrutement des louveteaux dans le Grand Écosystème des Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025. Nous avons estimé le recrutement pour 33 meutes sur 92 années-meute et la survie pour 23 portées issues de 13 meutes. Le recrutement annuel moyen de louveteaux était de 1,27 louveteau par meute, et la survie annuelle moyenne de 0,29. Les taux annuels de recrutement et de survie des louveteaux variaient considérablement d'une année à l'autre et d'une meute à l'autre, ce qui s'explique probablement par des différences dans la disponibilité de la nourriture et la capacité des animaux reproducteurs à acquérir suffisamment de proies pour nourrir leurs petits dépendants. **La survie des louveteaux était inversement proportionnelle à la taille de la portée.** Bien que la **plupart** (71%) des louveteaux nés au cours de notre étude n'aient pas survécu à leur première année biologique, la population est restée relativement stable, ce qui suggère que les taux de recrutement étaient suffisants pour maintenir une population de loups à forte densité au fil du temps. Nos travaux soulignent le potentiel des approches de surveillance intégratives pour faire progresser la compréhension de l'écologie reproductive du loup.

**Mots-clés :** *Canis lupus*, écosystème forestier, taille de la portée, mortalité, abondance des proies, caméra à distance

## INTRODUCTION

Les variations de l'abondance, de la survie et du recrutement des nouveau-nés chez les espèces sauvages peuvent avoir un impact considérable sur la structure, la densité et les taux de croissance des populations, ainsi que sur leur viabilité à long terme (Mills et al. 2008, Gude et al. 2012, Dybala et al. 2013, Cubaynes et al. 2014). Il est donc important de comprendre les taux de vitalité des nouveau-nés pour interpréter la dynamique des populations d'animaux sauvages et élaborer des stratégies efficaces de conservation et de gestion (Chitwood et al. 2017, Drummond et al. 2019, Gable et al. 2024*b*). **Cependant**, l'obtention de données sur la survie néonatale pose souvent des défis importants, car les nouveau-nés de nombreuses espèces sont discrets, difficiles à capturer et particulièrement vulnérables par rapport aux autres stades de leur cycle de vie (Murray et Patterson 2006, Pike et al. 2008, Chitwood et al. 2017). **En conséquence**, les efforts de surveillance ont tendance à être coûteux, exigeants en main-d'œuvre et invasifs, en particulier pour les carnivores à large aire de répartition comme le loup gris (*Canis lupus*), qui se rencontre en faibles densités et est difficile à observer directement (Murray et Patterson 2006, Engebretsen et al. 2023). Les loups comptent néanmoins parmi les carnivores les mieux étudiés de l'hémisphère nord, en partie parce qu'ils sont des prédateurs apicaux capables d'influencer le comportement et les populations de leurs proies, et parfois, d'influencer dans une certaine mesure les processus écosystémiques (Brice et al. 2022, Gable et al. 2023*a, b*, Wilmers et al. 2025). Malgré cela, d'importantes lacunes subsistent, car l'estimation de la **survie** des louveteaux reste un défi persistant dans la majeure partie de leur aire de répartition (Fuller et al. 2003, Mills et al. 2008, Gable et al. 2024*b*).

Plusieurs aspects de la biologie et du comportement du loup compliquent les efforts de surveillance des louveteaux, en particulier dans les systèmes forestiers (Fuller et al. 2003, Mills et al. 2008, Gable et al. 2024*b*). Les louveteaux naissent généralement au début du printemps et restent généralement **dans ou à proximité de leur tanière pendant les huit premières semaines de leur vie** (Mech et Boitani 2003). Il est difficile de localiser les tanières actives et d'observer les louveteaux de manière fiable dans les paysages forestiers denses où la visibilité est limitée, et même lorsque les tanières sont trouvées et visitées, certains louveteaux peuvent rester cachés dans des zones inaccessibles (Person et Russell 2009, Smith et al. 2017, Gable et al. 2024*b*). **De plus**, les femelles reproductrices déplacent fréquemment les petits entre plusieurs tanières au cours des premières semaines de vie, ce qui complique encore davantage les efforts de surveillance pendant la période de mise bas (Packard 2003, Argue et al. 2008). À mesure que les petits deviennent plus mobiles au cours de l'été, la meute les déplace généralement entre divers sites de rassemblement et les petits peuvent être difficiles à repérer jusqu'à ce qu'ils soient assez grands pour accompagner les adultes (Van Ballenberghe et Mech 1975, Packard 2003, Mills et al. 2008). **À l'âge de six mois**, les louveteaux atteignent presque la taille des adultes, et distinguer avec précision les louveteaux des adultes nécessite souvent **une observation à courte distance** (Peterson et Page 1988). **Cependant**, comme la plupart des populations de loups vivent dans des paysages forestiers où même les loups adultes sont rarement aperçus, l'observation des louveteaux reste particulièrement difficile.

**Les chercheurs ont utilisé diverses méthodes pour estimer la survie des louveteaux, avec des degrés d'efficacité variables.** Les premiers travaux s'appuyaient principalement sur la méthode capture-marquage-recapture, la radio-télémetrie et les observations visuelles – en

particulier les comptages aériens en hiver – pour surveiller les louveteaux (Van Ballenberghe et al. 1975, Fritts et Mech 1981, Peterson et al. 1984, Hayes et Harestad 2000). **Cependant**, les limites des technologies disponibles ont souvent fait que le suivi ne commençait que lorsque les louveteaux étaient suffisamment grands pour être équipés de colliers à très haute fréquence (VHF), puis de colliers GPS, généralement entre quatre et six mois (Van Ballenberghe et Mech 1975, Fuller 1989, Reichmann et Saltz 2005). **Plus récemment**, les progrès dans la conception des colliers ont permis d'utiliser des colliers VHF/GPS extensibles sur des louveteaux dès l'âge de quatre semaines, ce qui permet aux chercheurs de commencer le suivi à un stade plus précoce (Swingen 2021). Dans certains cas, les chercheurs ont également utilisé des émetteurs VHF implantés chirurgicalement pour recueillir des données détaillées sur les déplacements et la survie des louveteaux (Crawshaw et al. 2007, Argue et al. 2008, Mills et al. 2008). Bien que les émetteurs implantés puissent fournir des données à haute résolution, leur utilisation est exigeante sur le plan logistique et relativement invasive, ce qui peut expliquer pourquoi ils n'ont pas été plus largement adoptés. **Les techniques non invasives, telles que l'identification génétique à partir d'échantillons d'excréments, sont également devenues des outils de plus en plus courants pour surveiller les louveteaux et estimer leur survie** (Ausband et al. 2017, Jacobs et Ausband 2019). Malgré les progrès technologiques et le développement de techniques de surveillance améliorées, il existe relativement peu d'estimations de la survie annuelle des louveteaux, et les variations de la survie au fil du temps restent largement non documentées dans une grande partie de l'aire de répartition du loup gris.

Lorsque des données sont disponibles, les résultats suggèrent que la survie des louveteaux est très variable tant au sein des régions qu'entre elles. Par exemple, les taux moyens de survie des louveteaux rapportés sur une période de 23 ans en Alaska, aux États-Unis, étaient relativement élevés et stables (0,70-0,91), tandis que les estimations provenant de Pologne sur une période de 37 ans ont été plus faibles et plus variables (0,26-0,68 ; Peterson et al. 1984, Jdrzejewska et al. 1996, Mech et al. 1998, Nowak et al. 2008). **Dans la région nord des Grands Lacs en Amérique du Nord, les taux annuels de survie des louveteaux ont varié considérablement, allant de 0,29 dans le Wisconsin à 0,48 dans le Minnesota et 0,80 en Ontario** (Fuller 1989, Mills et al. 2008, Wydeven et al. 2009, **Tableau 1**). La connaissance des facteurs écologiques et démographiques à l'origine de ces variations de survie et de **recrutement** des louveteaux, tant au sein des régions qu'entre elles, reste limitée malgré des décennies de recherche sur le loup, en raison des difficultés liées à l'estimation de la survie des louveteaux.

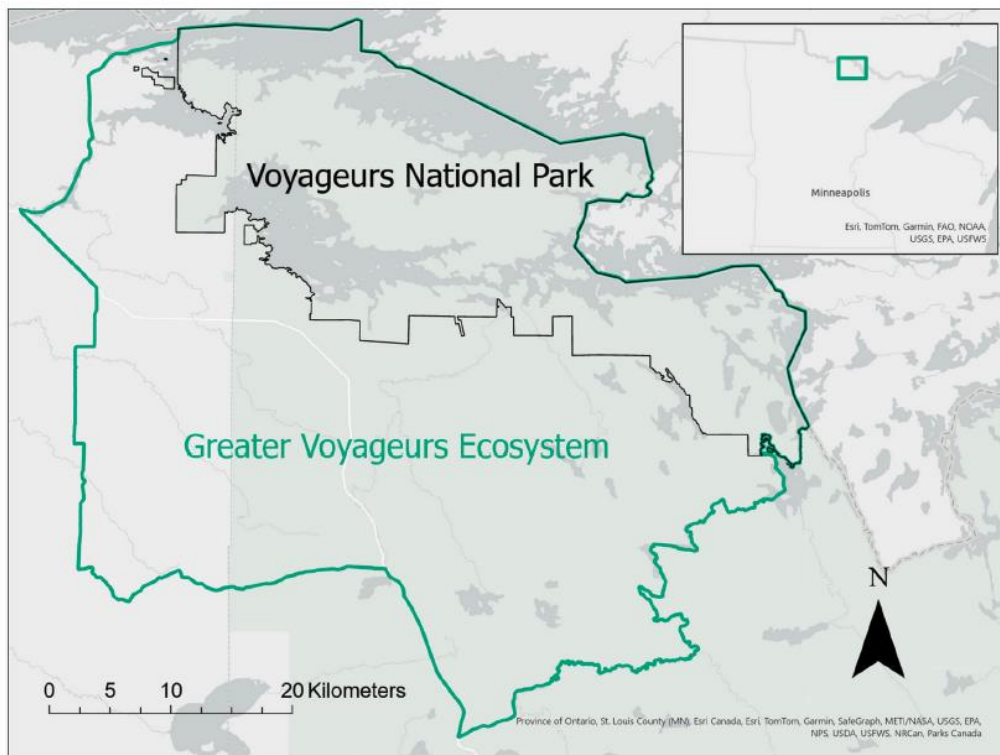
**Notre objectif était d'estimer les taux annuels de survie et de recrutement des louveteaux dans le Grand Écosystème des Voyageurs, une région densément boisée du nord du Minnesota, aux États-Unis, en combinant le dénombrement des louveteaux dans les tanières (localisées grâce à des adultes équipés de colliers GPS) et les observations par caméras à distance (Gable et al. 2024b). Plus précisément, nous avons examiné comment la survie et le recrutement des louveteaux variaient dans le temps et d'une meute à l'autre afin de comprendre les facteurs susceptibles d'influencer ces indicateurs démographiques importants** – des informations et des données qui sont limitées pour les populations de loups de la région des Grands Lacs en Amérique du Nord, ainsi que pour la plupart des écosystèmes. La combinaison des techniques de surveillance existantes – à savoir le comptage des louveteaux dans les tanières et les technologies de caméras à distance – offre une approche **intégrative**

prometteuse pour relever bon nombre des défis liés à la surveillance des louveteaux dans les paysages forestiers.

**Tableau 1.** Résumé des taux de survie des louveteaux établi à partir d'une analyse de la littérature disponible. La recherche documentaire a été menée principalement à l'aide de Google Scholar, à l'aide de mots-clés tels que « louveteaux », « survie » et « recrutement », ainsi qu'en examinant les références citées dans la littérature pertinente. Les détails comprennent les lieux d'étude, les années d'étude, les taux moyens de survie des louveteaux, les fourchettes de taux de survie rapportées (lorsqu'elles sont disponibles), l'âge auquel les louveteaux ont été observés ou comptés pour la première fois, la période estimée de survie à partir de la naissance, et les principales méthodes d'observation utilisées

Location	Years	Mean survival rate	Reported range of survival	Age of pups when first observed or counted	Reported period of survival estimate <sup>a</sup>	Method of observation	Source
Alaska	1975–1981	0.82	0.57–0.97	~ 2 months	6 months	Visual <sup>b</sup>	Ballard et al. 1987
Kenai Alaska	1976–1981	0.70		~ 6 months	12 months	Visual and VHF telemetry	Peterson et al. 1984
Denali Alaska	1986–1998	0.91 <sup>c</sup>		UNK <sup>d</sup>	4 months	Visual	Mech et al. 1998
Alaska	1987–1991	0.86 <sup>e</sup>	0.81–0.90	Not observed <sup>f</sup>	5 months	Visual	Adams et al. 2008
Yukon	1990–1994	0.75		Not observed <sup>f</sup>	12 months	Visual	Hayes and Harestad 2000
Montana	1982–1994	0.85		~ 3 months	7 months	Visual	Pletscher et al. 1997
Yellowstone	1996–2010	0.68	0.29–0.85	2 weeks	12 months	Visual	Stahler et al. 2013
Idaho	2008–2014	0.47 <sup>g</sup>	0.29–0.62 <sup>g</sup>	~ 3 months	12 months	Genetic sampling	Ausband et al. 2017
Wisconsin	1979–2007	0.29	0.14–0.58	UNK <sup>d</sup>	12 months	Visual and VHF telemetry	Wydeven et al. 2009
Minnesota	1969–1972	0.44		UNK <sup>d</sup>	6 months	Visual and VHF telemetry	Van Ballenberghe et al. 1975
Minnesota	1972–1977	0.43		UNK <sup>d</sup>	12 months	Visual	Fritts and Mech 1981
Minnesota	1980–1986	0.48		UNK <sup>d</sup>	6 months	Visual	Fuller 1989
Minnesota	2017–2021	0.57		4–5 weeks	12 months	Expandable VHF collars	Swingen 2021
Minnesota	2019–2025	0.29	0.07–0.50	3–5 weeks	12 months	Den visit/remote cameras	This study
Alberta	1975–1978	0.69 <sup>c</sup>		UNK <sup>d</sup>	4 months	Visual	Fuller and Keith 1980
Ontario	2002–2011	0.65	0.25–0.75	3–8 weeks	12 months	Implanted transmitters	Benson et al. 2013
Ontario	2004–2005	0.80	0.50–1.0 <sup>h</sup>	4–6 weeks	6 months	Implanted transmitters	Mills et al. 2008
Poland	1975–1993	0.26		UNK <sup>d</sup>	12 months	Visual	Jędrzejewska et al. 1996
Poland	1996–2003	0.68		UNK <sup>d</sup>	6 months	Visual	Nowak et al. 2008
Poland	2001–2012	0.50		UNK <sup>d</sup>	6 months	Visual	Nowak and Myslajek 2016
Belarus	1975–1993	0.15		UNK <sup>d</sup>	12 months	Visual	Jędrzejewska et al. 1996
Belarus	1999–2014	0.55 <sup>h</sup>	0.0–1.0 <sup>h</sup>	UNK <sup>d</sup>	6 months	Visual	Sidorovich et al. 2017

<sup>a</sup>Cette colonne indique la période pour laquelle chaque étude a estimé la survie. Par exemple, « 12 mois » signifie que les auteurs ont présenté des estimations de survie depuis la naissance jusqu'à ce que les petits aient 12 mois. Il convient de noter que, dans certains cas, une étude n'a commencé à observer les petits qu'à partir de l'âge de 3 mois (ou plus) et, par conséquent, surestime presque certainement la survie, car les auteurs ont supposé qu'aucune mortalité des petits n'était survenue avant le début de l'observation. <sup>b</sup>L'observation visuelle peut également inclure des relevés de hurlements et des comptages de traces. <sup>c</sup>Extrait de Fuller et al. 2003. <sup>d</sup>Ces études n'ont pas fourni l'âge précis des petits lors de la première observation, mais ont plutôt décrit l'âge des petits en termes généraux et vagues (par exemple, les auteurs ont indiqué que les petits avaient été observés pendant l'été), souvent parce que les petits étaient d'âges variés lors de la première observation. Dans certains cas, l'âge des petits lors de la première observation n'a pas été mentionné du tout. Les estimations de survie issues de ces études doivent être interprétées avec prudence, car beaucoup d'entre elles ne disposaient pas d'approches rigoureuses pour estimer la survie, ont probablement surestimé la survie en excluant la mortalité précoce (les louveteaux ayant souvent quelques mois ou plus lors de la première observation), et/ou n'ont pas fourni suffisamment de détails pour évaluer la fiabilité des estimations. <sup>e</sup>Le taux de survie moyen n'a pas été rapporté ; la valeur a été calculée comme la moyenne de la fourchette indiquée. <sup>f</sup>Dans ces cas, les études n'ont pas observé les petits, mais ont plutôt utilisé les cicatrices placentaires de louves mortes et ont supposé que celles-ci étaient indicatives de la taille de la portée. Les auteurs ont ensuite déterminé la survie en prenant le nombre de petits recrutés jusqu'à un moment donné et en le divisant par la taille moyenne de la portée (déterminée par les cicatrices placentaires), et ont supposé que le nombre obtenu était représentatif des taux de survie des petits. <sup>g</sup>Les estimations de survie ont été calculées à l'aide des données supplémentaires fournies dans Ausband et al. 2017. <sup>h</sup>Les taux représentent la fourchette de survie parmi les portées ou les meutes.



**Figure 1.** L'écosystème du Grand Voyageurs (ligne verte) dans le nord du Minnesota, aux États-Unis. La ligne noire représente la limite du parc national des Voyageurs

### Zone d'étude

Le Grand Écosystème des Voyageurs (GVE), situé dans le nord du Minnesota (États-Unis), couvre environ 2 338 km<sup>2</sup> de terres, juste au sud de la frontière Canadienne (Gable et al. 2024a, Fig. 1). L'écosystème forestier dense du GVE est principalement composé d'une mixte de feuillus et de conifères, entrecoupée de crêtes rocheuses et de zones humides. Le parc national des Voyageurs couvre 882 km<sup>2</sup> de la partie nord du GVE (National Park Service 2016). Les terres protégées au sein du parc sont dominées par des forêts matures qui ont subi un minimum de perturbations depuis la création du parc en 1975. La partie sud de la GVE est un mélange de terres appartenant à l'État, au gouvernement fédéral, au comté et à des propriétaires privés, qui font l'objet de diverses utilisations. Une partie importante de la GVE sud est activement exploitée, ce qui a donné lieu à des habitats forestiers constitués d'une mosaïque de zones humides, de coupes à blanc, de peuplements en régénération de peupliers (*Populus* spp.) et de peuplements matures de feuillus et de conifères.

Au cours de la dernière décennie, la densité de loups dans la GVE est restée relativement élevée en hiver, avec une densité moyenne de 59 loups aux 1 000 km<sup>2</sup> (Gable et al. 2025). Les meutes sont généralement petites, avec une taille moyenne de 4,0 loups par meute entre 2019 et 2025. Environ 19 à 22 meutes ont des territoires situés entièrement ou en grande partie dans la GVE, selon les années (Gable et al. 2025). Les loups de la GVE se nourrissent principalement de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), mais les castors d'Amérique du Nord (*Castor canadensis*) constituent une importante source alimentaire **secondaire**, en particulier du printemps à l'automne (Gable et al. 2018, Gable et al. 2023b). La mise-bas des louveteaux a généralement lieu vers le 11 avril, d'après les comportements de déplacement vers la tanière, et pendant la saison d'élevage des petits (avril-août), ceux-ci sont élevés presque exclusivement par le couple reproducteur (Gable et al. 2023b).

## MATERIEL ET METHODES

### Suivi des louveteaux

À partir du printemps (1<sup>er</sup> mai) de chaque année (2019-2024), nous avons capturé des loups adultes à l'aide de pièges à mâchoires rembourrés de caoutchouc et leur avons posé des colliers GPS (Gable et al. 2023*b*, 2024*b*). Le piégeage a eu lieu sur plusieurs territoires de meutes de loups au sein de la zone d'étude, bien que tous les territoires n'aient pas été couverts chaque année. Les colliers GPS ont été programmés pour enregistrer les positions toutes les 20 minutes ou toutes les 6 heures, selon l'individu. Pour localiser les tanières actives, nous avons examiné les déplacements des loups adultes équipés de colliers GPS (Walsh et al. 2016). Nous avons visité les tanières au cours des deux premières semaines de mai, lorsque les louveteaux étaient âgés de 3 à 5 semaines, afin de déterminer la taille des portées (Mills et al. 2008, Person et Russell 2009, Gable et al. 2024). Une fois les tanières localisées, nous avons sorti les louveteaux de leur tanière, enregistré le nombre de louveteaux dans chaque portée, puis remis tous les louveteaux dans leur tanière (Mills et al. 2008, Gable et al. 2024*b*).

Nous avons déployé 2 à 5 caméras à distance Browning Spec Ops (modèles utilisés : Advantage, Edge, Elite HI4, Elite HP5 ; Browning, Morgan, UT) à l'extérieur de toutes les tanières afin d'enregistrer des vidéos des louveteaux après leur manipulation. Les caméras étaient réglées pour enregistrer 20 secondes de vidéo avec un délai de 1 seconde entre chaque déclenchement. Lorsque la forme ou la taille de la tanière empêchait l'observation ou le retrait de tous les petits, nous avons utilisé les séquences vidéo enregistrées près des tanières pour confirmer ou ajuster le décompte initial (Person et Russell 2009, Gable et al. 2024*b*). Dans deux cas, nous avons utilisé des séquences vidéo de petits capturés de manière opportuniste fin avril et début mai pour déterminer la taille des portées (Gable et al. 2024*b*). Toutes les opérations de capture et de manipulation des petits et des adultes ont été évaluées et approuvées par les comités institutionnels de protection et d'utilisation des animaux du Service des parcs nationaux et de l'Université du Minnesota (protocoles : MWR VOYA\_WINDELS\_WOLF et UMN 2207-40241A).

Pour observer les meutes de loups et leurs petits, nous avons déployé des caméras à distance (principalement des modèles Browning SpecOps, bien que certaines Reconyx Hyperfires aient été utilisées entre 2019 et 2021) à des emplacements stratégiques sur l'ensemble des territoires des meutes (Ausband et al. 2022, Gable et al. 2023*b*). Nous avons déployé entre 60 et 220 caméras par an, augmentant le nombre de caméras à mesure que nous étudions un nombre croissant de meutes (Gable et al. 2022, 2023*a*). Les caméras, déclenchées par des détecteurs de mouvement infrarouges passifs, étaient réglées pour enregistrer 20 secondes de vidéo, avec un délai d'une seconde entre chaque déclenchement.

Nous avons placé les caméras dans des zones où nous pensions que les loups étaient susceptibles de passer (c'est-à-dire le long des routes, des pistes de motoneige, des sentiers de randonnée et des sentiers de gibier, ainsi qu'au niveau des barrages de castors) afin de maximiser les observations de louveteaux (Gable et al. 2022, 2023*a*, 2024*b*). Les louveteaux se distinguaient des adultes sur les images des caméras tout au long de l'année grâce à leur taille, leur pelage et la structure de leur visage (Peterson et Page 1988, Gable et al. 2024*b*).

Nous avons fréquemment observé des loups sur les caméras à distance tout au long de la période d'étude hivernale (1<sup>er</sup> décembre-10 avril). **En moyenne**, nous avons enregistré 31 observations  $\geq 2$  membres d'une meute donnée se déplaçant ensemble pendant la période d'étude hivernale, ce qui correspond à une observation de plusieurs membres de la meute tous les 4,2 jours au cours de cette période de 131 jours. En moyenne, 42% ( $n = 13$ ) de ces observations étaient des observations indépendantes de la meute au complet (c'est-à-dire tous les membres de la meute, y compris les louveteaux). Il convient de noter que, comme nous avons observé les membres de la meute fréquemment, nous avons pu facilement identifier la plupart des individus de la meute grâce à des motifs de fourrure uniques et à d'autres caractéristiques physiques distinctives (par exemple, des cicatrices). **Ainsi**, si un membre connu de la meute n'était pas présent lors d'une observation donnée mais l'était lors d'observations précédentes et suivantes, nous avons tout de même considéré cette observation comme informative pour nos estimations de la taille de la meute et du recrutement. Par exemple, si, à des jours différents, nous avons enregistré une observation d'un couple reproducteur et de deux petits (un total de 4 loups), puis une observation d'une femelle reproductrice et de deux petits (un total de 3), puis une autre observation du mâle reproducteur et de deux petits (un autre total de 3), suivies peu après par plusieurs observations du mâle reproducteur, de la femelle reproductrice et des deux petits (total de 4 loups), nous considérerions que les deux comptages de 3 loups correspondent fonctionnellement à des comptages de 4 loups, car nous avons identifié les 3 loups dans les deux observations, nous savions quels loups n'avaient pas été détectés ou étaient absents, et nous savions que ces loups non détectés faisaient partie de la meute. En d'autres termes, nous avons utilisé des « **observations fonctionnelles** » similaires à cet exemple lorsque nous pouvions : **1**) identifier tous les loups lors d'une observation et donc savoir quels membres de la meute n'avaient pas été observés lors d'un comptage donné, et **2**) déterminer que le ou les individus « non détectés » faisaient partie de la meute tant avant qu'après une observation. Nous avons procédé ainsi car, dans de tels cas, ces dénombrements partiels de la meute, replacés dans leur contexte, étaient très instructifs pour estimer la taille globale de la meute et le recrutement, et fournissaient les données les plus rigoureuses possibles sur la structure et la taille de la meute. **Ainsi**, lorsque nous indiquons que nous avons eu en moyenne 13 observations indépendantes d'une meute au complet (tous les membres de la meute, y compris les louveteaux), nous entendons par là les observations où tous les loups de la meute étaient visuellement présents ainsi que les observations fonctionnelles (Gable et al. 2024a, 2025). Des approches similaires ont été utilisées dans d'autres études utilisant des pièges photographiques, où les détections partielles sont agrégées à travers des captures séquentielles et où l'identification individuelle est utilisée pour tenir compte des membres de la meute non détectés, garantissant ainsi des estimations précises de la taille de la meute (Mattioli et al. 2018, Jiménez et al. 2023).

### **Estimation du recrutement**

Nous avons défini le recrutement comme le nombre de petits ayant survécu à leur première année biologique (du 11 avril au 10 avril de l'année suivante) (Gude et al. 2012, Gable et al. 2024b). Pour estimer le **recrutement annuel**, nous avons divisé le nombre total de petits observés à la fin de l'année biologique par le nombre de meutes dans la population échantillonnée. Nous avons évalué le recrutement à partir  $\geq 3$  observations indépendantes (c'est-à-dire des observations enregistrées à des jours différents) de chaque meute pendant la période d'étude hivernale, lorsque la cohésion de la meute est la plus forte (Peterson et al.

1984, Fuller 1989, Gable et al. 2024*b*). Dans quelques cas, lorsque les observations par caméra étaient d'une qualité insuffisante pour déterminer de manière concluante le nombre de petits dans une meute donnée, nous avons utilisé le nombre minimal de petits observés pour estimer le recrutement.

Comme les petits ne pouvaient pas être observés directement le 11 avril de chaque année, nous avons supposé que ceux ayant survécu au moins jusqu'en janvier avaient été recrutés (Gude et al. 2012, Gable et al. 2024*b*). Dans la plupart des cas, nous disposions de nombreuses observations de tous les petits vivants de chaque meute jusqu'à fin mars et début avril. Ainsi, dans la mesure du possible, nous avons utilisé les données les plus récentes disponibles pour estimer le recrutement. Pour quelques meutes, des données de haute qualité n'étaient disponibles que jusqu'à la fin janvier ; dans ces cas, nous avons supposé que les petits ayant survécu jusqu'en janvier avaient été recrutés dans la population. Bien que le risque de mortalité soit élevé pour les petits à la fin de l'été et à l'automne, il diminue considérablement en hiver, faisant de la survie jusqu'en janvier un indicateur solide du recrutement (Fuller et al. 2003, Gable et al. 2024*b*). De plus, la taille des meutes de loups, qui reflète le recrutement, varie peu dans la GVE de décembre à avril (Gable et al. 2022, Cassidy et al. 2023).

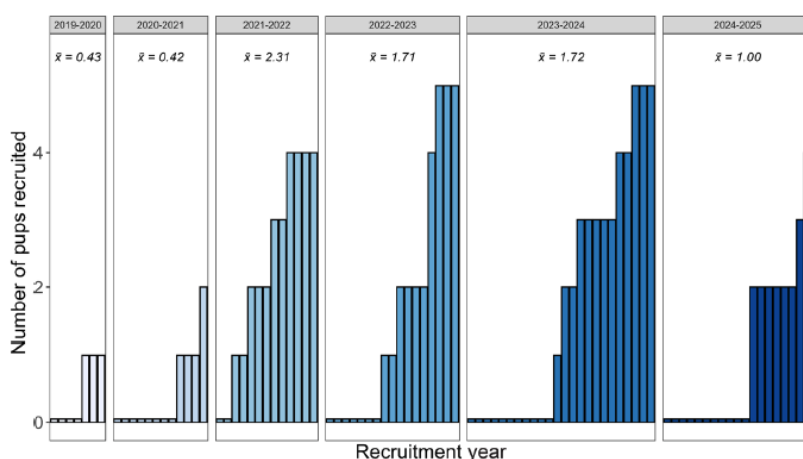
Nous avons utilisé une régression linéaire pour examiner s'il existait une relation positive entre la taille des portées et le nombre de louveteaux recrutés dans les meutes.

### Estimation de la survie

Nous avons défini la survie annuelle des petits comme la proportion de petits nés ayant survécu à leur première année biologique (Benson et al. 2013). Comme nous ne pouvions compter que le nombre de petits nés dans les meutes dont nous avons localisé les tanières actives (c'est-à-dire à l'aide de localisations GPS et, dans deux cas, en visitant des tanières précédemment utilisées), nos estimations de la survie des petits reposaient sur un échantillon plus petit ( $n = 23$ ) que nos estimations du recrutement ( $n = 95$ ). Nous avons estimé la survie annuelle des petits en divisant le nombre total de petits recrutés à la fin de l'année biologique par le nombre de petits nés au début de l'année biologique. Dans deux meutes, nous n'avons pas pu déterminer avec certitude le nombre de petits survivants, car les images des caméras n'étaient pas d'une qualité suffisante pour identifier les petits de manière concluante. Dans ces cas, nous avons utilisé le nombre minimal de petits observés pour calculer les taux de survie (Gable et al. 2024*b*, Tableau 2). Afin de tenir compte de l'échantillonnage inégal entre les années (par exemple en raison des difficultés à maintenir le déploiement des colliers GPS sur plusieurs meutes), nous avons d'abord calculé les taux annuels de survie et de recrutement, puis nous avons fait la moyenne de ces estimations annuelles pour générer des estimations globales de la survie et du recrutement sur la durée de notre étude. Nous avons utilisé une régression logistique binomiale pour examiner la relation entre la taille de la portée et la survie des petits. Nous n'avons pas inclus d'interception aléatoire pour l'année ou la meute en raison de la petite taille des échantillons provenant des meutes et des années individuelles. Nous avons utilisé un niveau d'alpha de 0,05 pour tous les tests de signification. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (ver. 4.3.1, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)), en utilisant les paquets « ggplot2 », « scales », « MASS », « performance » et « ggpubr ».

**Tableau 2.** Taille annuelle des portées, nombre de louveteaux recrutés à la fin de l'année biologique et proportion de louveteaux ayant survécu dans 13 meutes de loups de l'écosystème du Grand Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025

Year	Pack	Litter size	Pups recruited	Survival rate
2019–2020	Bowman Bay	7	1	0.14
2019–2020	Moonshadow	6	0	0.00
2019–2020	Wiyapka Lake	5	1	0.20
2020–2021	Cranberry Bay	4	1	0.25
2020–2021	Fawn Crick	2	1	0.50
2020–2021	Half-Moon	4	0	0.00
2020–2021	Lightfoot	7	0	0.00
2020–2021	Paradise	4	0	0.00
2020–2021	Wiyapka Lake	6	0	0.00
2021–2022	Cranberry Bay	4	3	0.75
2021–2022	Half-Moon	8	0	0.00
2021–2022	Lightfoot	5	4	0.80
2021–2022	Paradise	5	2	0.40
2021–2022	Windsong	2	2	1.00
2021–2022	Wiyapka Lake	6	3	0.50
2022–2023	Bluebird Lake	6	0	0.00
2022–2023	Paradise	5	1	0.20
2022–2023	Wiyapka Lake	6	2	0.33
2023–2024	Blood Moon	4	0	0.00
2023–2024	Half-Moon	7	3	0.43
2023–2024	Vermilion River	4	3	0.75
2024–2025	Thuja	5	4	0.80
2024–2025	Windsong	3	0	0.00



**Figure 2.** Nombre de louveteaux nés chaque année dans 92 portées au sein de 33 meutes de la région du Greater Voyageurs Ecosystem, dans le Minnesota (États-Unis), entre 2019 et 2025. Chaque barre représente une meute de loups. La moyenne annuelle du nombre de louveteaux par meute est indiquée sous l'intitulé de chaque année

## RESULTATS

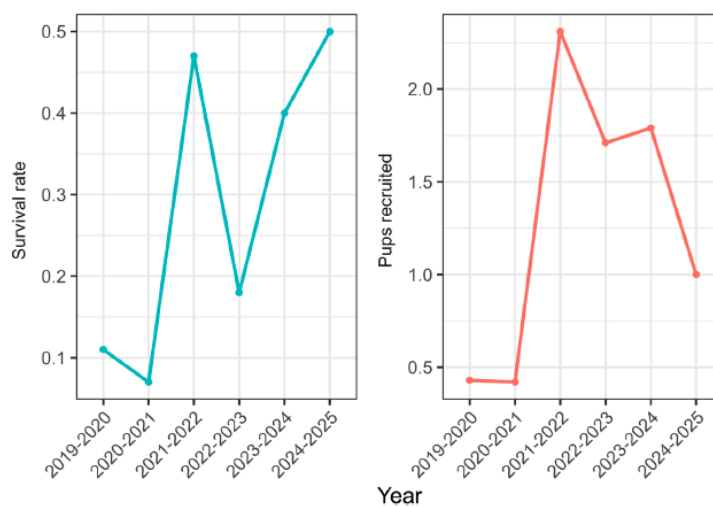
### Recrutement

Nous avons estimé le recrutement pour 33 meutes sur une période de 92 années-meute entre 2019 et 2025 (Fig. 2). La proportion annuelle de meutes ayant mis bas sans réussir à recruter de petits variait entre 0,15 et 0,60 au cours des six années de l'étude. La proportion de meutes n'ayant pas mis bas au cours d'une année donnée variait entre 0,0 et 0,21. Nous n'avons pas pu confirmer, à partir des images filmées, si des petits avaient été mis au monde dans 6 meutes au cours de l'étude (Tableau 3). Le recrutement annuel au niveau des meutes variait de 0 à 5 petits par meute, avec une moyenne de 1,27 (intervalle de confiance à 95% [IC] = 0,46-2,08) petits recrutés par meute sur les six années de l'étude (Fig. 2). Pour les meutes ayant donné naissance à des petits (c'est-à-dire en excluant les meutes n'ayant pas donné naissance à des petits et celles dont la production de petits est inconnue), le recrutement moyen était de 1,49 (IC = 0,55-2,42) petit par meute. Le recrutement a varié

considérablement d'une année à l'autre, avec des taux de recrutement annuels moyens de 0,43 petit par meute en 2019-2020, 0,42 petit par meute en 2020-2021, 2,31 petits par meute en 2021-2022, 1,71 petit par meute en 2022-2023, 1,72 petit par meute en 2023-2024 et 1,00 petit par meute en 2024-2025 (Fig. 3). Nous n'avons constaté aucune relation entre la taille des portées et le nombre de louveteaux recrutés par meute ( $F = 0,010$ ,  $df = 1, 23$ ,  $p = 0,923$ ,  $R^2 < 0,001$ ).

**Tableau 3.** Résumé des résultats annuels concernant la production de petits et le recrutement au sein des meutes de loups dans l'écosystème du Grand Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025

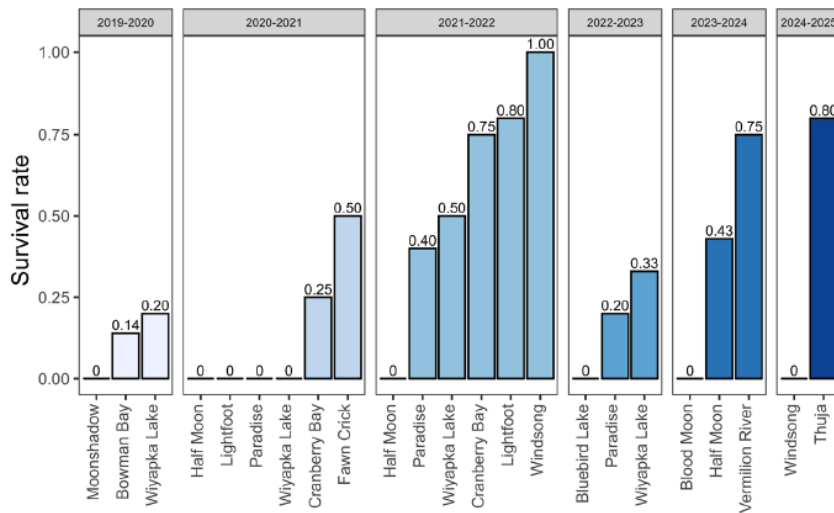
Year	No. of packs studied	Proportion of packs that produced pups but failed to recruit	Proportion of packs that did not produce pups	No. of packs with unknown pup production
2019-2020	7	0.50	0.0	1
2020-2021	12	0.60	0.17	0
2021-2022	13	0.15	0.0	0
2022-2023	17	0.23	0.18	1
2023-2024	24	0.24	0.17	3
2024-2025	19	0.47	0.21	0



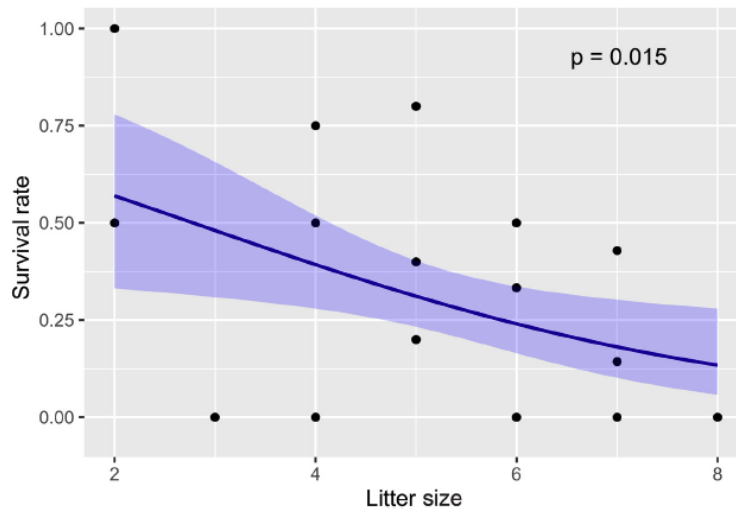
**Figure 3.** Taux de survie annuels des louveteaux à l'échelle de la population et nombre moyen de louveteaux recrutés par meute dans l'écosystème du Grand Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025

## Survie

Nous avons estimé la survie de 115 louveteaux issus de 23 portées dans 13 meutes entre avril 2019 et avril 2025 (Fig. 4). La taille des portées variait de 2 à 8 louveteaux, avec une taille moyenne de 5,0 louveteaux par portée (IC = 4,32-5,68) (Tableau 2). La survie des louveteaux était négativement corrélée à la taille de la portée ( $\beta = -0,358$ ,  $p = 0,015$ , Fig. 5), chaque louveteau supplémentaire dans une portée réduisant les chances de survie des louveteaux de cette portée d'environ 30% (rapport de cotes = 0,70). Les taux annuels de survie des petits étaient de 0,11 en 2019-2020 ( $n = 18$  petits), 0,07 en 2020-2021 ( $n = 27$  petits), 0,47 en 2021-2022 ( $n = 30$  petits), 0,18 en 2022-2023 ( $n = 17$  louveteaux), de 0,40 en 2023-2024 ( $n = 15$  louveteaux) et de 0,50 en 2024-2025 ( $n = 8$  louveteaux) (Fig. 3). La moyenne sur six ans du taux de survie annuel était de 0,29 (IC = 0,09-0,49), mais les taux de survie des louveteaux variaient considérablement d'une portée à l'autre et d'une année à l'autre (Fig. 4). Si la survie avait été calculée en divisant le recrutement annuel moyen (1,27 petit par meute) par la taille moyenne des portées (5,0 petits par meute), la survie annuelle des petits aurait été de 0,25, ce qui est étonnamment similaire à notre méthode principale d'estimation de la survie des petits décrite ci-dessus.



**Figure 4.** Taux de survie annuels de 23 portées de louveteaux issues de 13 meutes dans le Grand Écosystème des Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025

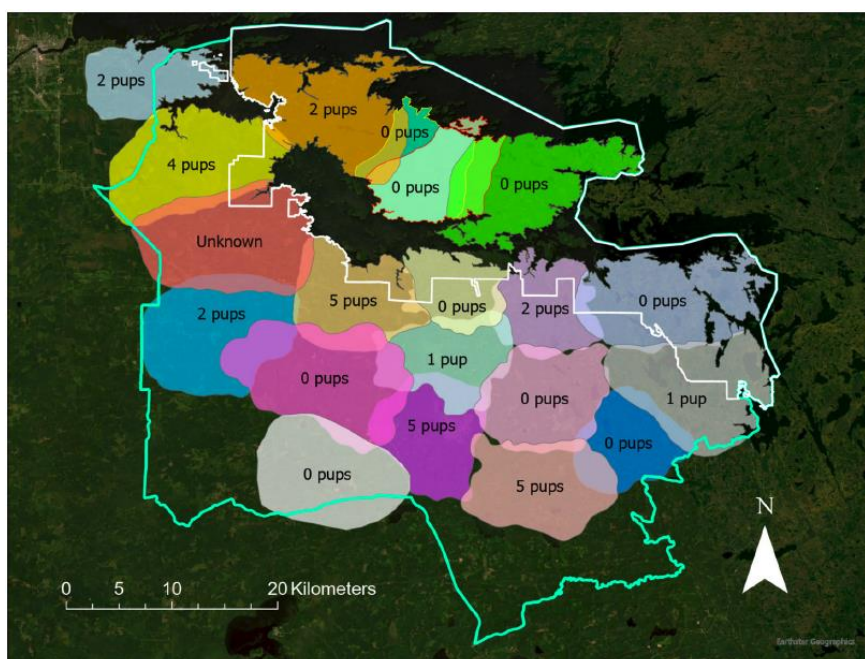


**Figure 5.** Relation entre la taille de la portée et le taux de survie des petits dans l'écosystème des Greater Voyageurs, dans le Minnesota (États-Unis), de 2019 à 2025

## DISCUSSION

La plupart des louveteaux (71%) nés dans la région du GVE au cours de notre étude n'ont pas survécu à leur première année biologique, et le taux de survie annuel des louveteaux de 0,07 que nous avons observé en 2020-2021 est, à notre connaissance, le taux de survie annuel le plus bas jamais rapporté pour les louveteaux. Les estimations moyennes de la survie des louveteaux issues de notre étude étaient légèrement inférieures aux estimations de survie d'autres études menées dans la région des Grands Lacs (Tableau 1). **Cependant, les estimations antérieures pour cette région étaient basées sur des périodes plus courtes (par exemple, six mois), ce qui a probablement conduit à des taux de survie plus élevés que nos estimations de taux de survie annuels.** De plus, plusieurs études ayant rapporté des taux de survie des louveteaux ne disposaient pas de comptages précoces de la portée (c'est-à-dire lorsque les louveteaux avaient  $\leq 5$  semaines) et se sont plutôt appuyées sur des comptages de louveteaux issus d'observations ultérieures ( $\geq 8$  à 12 semaines après la naissance) comme approximations de la taille de la portée (Fritts et Mech 1981, Fuller 1989, Tableau 1). **Cependant,** comme certains louveteaux sont presque certainement morts avant ces

observations, cette approche a très certainement surestimé les taux de survie en sous-estimant le nombre de louveteaux nés (Gable et al. 2024b, Hynes 2024).



**Figure 6.** Nombre de louveteaux intégrés dans 20 meutes au sein du Grand Écosystème des Voyageurs (GVE), dans le Minnesota (États-Unis), en 2022–2023. La ligne verte indique les limites du GVE, tandis que la ligne blanche délimite les frontières du parc national des Voyageurs. Les polygones colorés représentent les territoires estimés des meutes de loups, calculés à partir des données des colliers GPS, de la taille historique des territoires et des données issues des caméras de surveillance

Malgré des taux de survie et de recrutement des louveteaux relativement faibles et très variables, l'écosystème du Grand Voyageurs a soutenu l'une des densités soutenues de loups les plus élevées enregistrées en Amérique du Nord (la densité moyenne de 2019 à 2025 était de 55 loups aux 1 000 km<sup>2</sup> ; Gable et al. 2025). Toutes les données indiquent que le GVE a maintenu une population de loups stable et dense pendant des décennies, bien que des fluctuations annuelles de la densité de population soient courantes et que ces fluctuations soient en grande partie dues à des variations de la survie et du recrutement des louveteaux. Par exemple, les années où le recrutement était plus élevé (1,7 à 2,3 petits par meute), la densité de loups était plus élevée ( $\bar{x}$  = 62 loups aux 1 000 km<sup>2</sup>) tandis que les années où le recrutement était plus faible ( $\leq 1$  petit par meute), la densité de loups était considérablement plus faible ( $\bar{x}$  = 45 loups aux 1 000 km<sup>2</sup> ; Gable et al. 2025). Ainsi, alors que les populations de loups ont sans aucun doute diminué lorsque la survie et le recrutement étaient faibles (par exemple, un taux de survie des louveteaux de 0,07), nos données montrent que les populations de loups peuvent maintenir des densités élevées et stables même lorsque les taux de recrutement et de survie des louveteaux sont, en moyenne, relativement faibles. Par exemple, au cours de trois années de notre étude (2022-2024), lorsque la survie des louveteaux s'élevait en moyenne à 0,36 et le recrutement à 1,9 louveteau par meute, la population est restée proche de 60 loups aux 1 000 km<sup>2</sup> – une densité de population de loups particulièrement élevée (Mech et Barber-Meyer 2015).

Les faibles taux de survie des louveteaux semblent être plus fréquents dans les régions où la taille des meutes de loups est réduite. En effet, les taux de survie des louveteaux semblent être positivement corrélés à la taille de la meute, en partie parce que les individus non

reproducteurs dans les meutes plus importantes peuvent aider à surveiller et à nourrir les louveteaux (Stahler et al. 2013, Ausband et al. 2017). Les meutes sans **auxiliaires**, comme celles observées dans le GVE où les petits sont principalement nourris par leurs parents (Gable et al. 2023*b*), ont tendance à présenter des taux de survie des petits plus faibles que les meutes comptant des auxiliaires. La plupart des données indiquent que les différences de taille moyenne des meutes sur de vastes zones géographiques (par exemple, la région des Grands Lacs par rapport au Grand Écosystème de Yellowstone) dépendent largement de la taille corporelle des principales espèces proies, les meutes de loups dans les zones où les proies sont de plus grande taille étant généralement plus grandes que celles dans les zones où les proies sont de plus petite taille (Fuller et al. 2003, Barber-Meyer et al. 2016). Les meutes plus grandes sont généralement plus efficaces pour tuer des proies, en particulier les proies de grande taille comme l'orignal (*Alces americanus*) et le bison (*Bison bison*), que les meutes plus petites (MacNulty et al. 2014). **Pourtant**, en général, la biomasse acquise par loup à partir des proies tuées diminue à mesure que la taille de la meute augmente (Schmidt et Mech 1997, Barber-Meyer et al. 2016). **Ainsi**, la taille corporelle des proies semble déterminer à quel moment et à quel endroit le coût lié à l'augmentation du nombre de membres de la meute (c'est-à-dire la diminution de la biomasse acquise par loup) dépasse les avantages d'une meute plus nombreuse (augmentation du succès de chasse/des taux de mise à mort des proies), ce qui, à son tour, semble influencer les taux de survie des louveteaux. **En effet**, d'une manière générale, il semble probable que le **facteur déterminant ultime** de la survie et du recrutement des louveteaux dans les différents écosystèmes soit la taille corporelle des proies et sa relation avec l'acquisition de biomasse par loup, ce qui explique probablement pourquoi la survie des louveteaux et la taille des meutes sont généralement plus faibles dans les zones où les proies sont plus petites, comme la GVE et le Wisconsin, où les loups se nourrissent principalement de cerfs de Virginie, et plus élevées dans les zones où les proies sont plus grandes, comme le parc national de Yellowstone, l'Idaho et l'Alaska, où les loups se nourrissent principalement de cerfs wapitis (*Cervus canadensis*), de bisons ou d'orignaux (Tableau 1).

Les **taux de survie** des louveteaux dans la GVE ont considérablement varié d'une année à l'autre, et nous soupçonnons qu'une grande partie de cette variation était due à des différences dans la disponibilité des ressources et à la capacité des animaux reproducteurs à acquérir une biomasse suffisante pour nourrir leurs petits dépendants (Harrington et al. 1983, Gable et al. 2023*b*). Il est intéressant de noter que les taux de survie des louveteaux les plus bas et les plus élevés que nous avons enregistrés se sont produits au cours d'années consécutives (0,07 en 2020-2021 et 0,50 en 2021-2022), ce qui indique que les loups de la GVE ont la capacité de s'adapter rapidement à des conditions changeantes. Cette tendance résulte probablement du fait que les loups adultes modifient leur comportement d'approvisionnement en réponse aux fluctuations annuelles de l'abondance des proies (cerfs de Virginie et castors). Lorsque les proies se font plus rares, les loups reproducteurs de GVE semblent donner la priorité à la satisfaction de leurs propres besoins nutritionnels plutôt qu'à ceux de leurs petits, réorientant ainsi efficacement leurs efforts de la réussite reproductive actuelle vers de futures opportunités de reproduction (Gable et al. 2023*b*). **En effet**, continuer à s'investir dans une portée dans des conditions défavorables peut nuire au succès reproductif à long terme des reproducteurs (Verboven et Tinbergen 2002). Comme les louveteaux sont largement incapables de se procurer leur propre nourriture et dépendent presque entièrement des adultes pour leur approvisionnement, la plupart d'entre eux risquent

de mourir de faim pendant les périodes de pénurie de proies (Mech et Goyal 1993, Fuller et al. 2003, Gable et al. 2023*b*). **Ainsi**, grâce à leur capacité à adapter leur comportement d'approvisionnement et à influencer la survie des louveteaux, les loups adultes – en particulier les individus reproducteurs – jouent probablement un rôle crucial dans le maintien de la population de loups à un niveau égal ou proche de celui que les populations de proies peuvent soutenir (Gable et al. 2023*b*). **Par conséquent**, les variations de l'abondance des proies qui influencent les taux d'acquisition de biomasse des loups pourraient être le principal facteur de variation interannuelle de la survie des louveteaux et, par conséquent, du recrutement au sein des populations de loups.

Les **différences d'âge, d'expérience** et de **condition physique** entre les loups reproducteurs expliquent probablement, dans une certaine mesure, les variations inter-meutes en matière de survie des louveteaux et de recrutement. Les variations substantielles que nous avons observées entre meutes voisines dans GVE au cours des mêmes années pourraient refléter ces différences, en particulier en ce qui concerne l'âge et l'expérience des reproducteurs (Fig. 6). **Des tendances similaires ont été rapportées chez les carnivores sympatriques**, où la survie des petits est souvent plus faible chez les reproducteurs **plus jeunes et moins expérimentés** que chez les reproducteurs plus âgés et plus expérimentés (Meijer et al. 2011, Marneweck et al. 2019, Engebretsen et al. 2024). **De plus**, la masse corporelle des louves adultes, qui augmente avec l'âge et est étroitement corrélée à l'âge de la première mise bas, a également un impact significatif sur la survie des petits, les femelles **plus lourdes** réussissant mieux à élever leurs petits (Stahler et al. 2013). Une taille corporelle plus importante chez les loups des deux sexes est également associée à un meilleur succès de chasse, ce qui suggère que les loups de plus grande taille pourraient être mieux à même de subvenir aux besoins de leurs petits (MacNulty et al. 2009*a*). Bien que les loups acquièrent généralement de l'expérience tant en matière de chasse que d'élevage des petits à mesure qu'ils vieillissent, la sénescence reproductive peut commencer chez les loups vers l'âge de 4 à 6 ans, tandis que la sénescence prédatrice, qui peut limiter l'acquisition de proies et affecter la capacité des adultes à nourrir leurs petits, peut commencer encore plus tôt (MacNulty et al. 2009*b*, Stahler et al. 2013, Sparkman et al. 2016). **Par conséquent**, les meutes dont les reproducteurs sont inexpérimentés ou plus âgés peuvent présenter des taux de mortalité des petits plus élevés que les meutes voisines dont les reproducteurs sont dans la fleur de l'âge. **De plus**, la plupart des loups de GVE sont des prédateurs solitaires pendant la saison d'élevage des petits et il existe une variabilité significative dans le comportement de chasse et le succès de chasse des loups individuels pendant l'été (Bump et al. 2022, Gable et al. 2023*b*). Les variations dans les capacités et le succès de chasse parmi les loups influencent très certainement la mesure dans laquelle les loups reproducteurs sont capables de nourrir leurs petits (Gable et al. 2023*b*). **Ainsi**, les différences de caractéristiques physiques et comportementales entre les loups reproducteurs individuels contribuent probablement à la variabilité substantielle de la survie des petits parmi les meutes voisines au cours d'une année donnée. **De plus**, la variation de la survie des petits peut également refléter des différences de fécondité et de disponibilité saisonnière des ressources. La taille de la portée dépend souvent de l'abondance et de la disponibilité des proies en **hiver**, les portées plus nombreuses étant plus courantes après des hivers où les proies étaient plus abondantes (Harrington et al. 1983, Fuller et al. 2003). **En revanche**, les taux de survie et de recrutement au sein d'une population donnée semblent être principalement influencés par l'abondance des proies en été (Fuller et al. 2003, Gable et al. 2023*b*). Nous avons constaté que la survie des louveteaux

était négativement corrélée à la taille de la portée, sans doute en raison d'une plus grande demande pour des ressources limitées dans les grandes portées – en particulier pendant l'été, lorsque les proies sont généralement moins disponibles pour les loups (Lodberg-Holm et al. 2021, Fig. 5). Nous n'avons constaté aucune relation entre la taille de la portée et les taux de recrutement, ce qui suggère que le nombre de louveteaux pouvant être recrutés avec succès chaque année est indépendant de la taille de la portée et dépend principalement de l'abondance et de la disponibilité des proies pendant l'été.

Notre méthode d'estimation de la survie et du recrutement part du principe que les louveteaux qui n'ont pas été recrutés dans une meute sont morts, plutôt que de s'être dispersés. Bien que l'on ait documenté des cas de dispersion de louveteaux dès l'âge de 15 semaines, les événements de dispersion au cours de la première année de vie sont rares et généralement considérés comme des exceptions (Mills et al. 2008, Morales-González et al. 2022). Jimenez et al. (2017) ont constaté que seuls 2% des louveteaux des Rocheuses, aux États-Unis, se dispersaient, et ont noté que la dispersion avant l'âge de 11 mois était rare, un résultat similaire aux schémas de dispersion des loups en Scandinavie (Nordli et al. 2023). De même, les louveteaux ne représentaient que 4% des loups en dispersion étudiés dans l'Idaho, aux États-Unis (Ausband et al. 2017). En revanche, Mills et al. (2008) ont rapporté que les taux de dispersion des louveteaux du parc provincial Algonquin, en Ontario (Canada), s'élevaient à au moins 6%, et pouvaient atteindre jusqu'à 18%. Cependant, nous n'avons connaissance d'aucune autre étude faisant état de taux de dispersion des louveteaux aussi élevés. En effet, dans la région des Grands Lacs, moins de 5% des louveteaux étudiés dans plusieurs études se sont dispersés, et ceux-ci étaient tous âgés de près d'un an au moment de la dispersion (Treves et al. 2009). Bien que certains louveteaux de notre étude aient pu se disperser au cours de leur première année de vie, les informations disponibles sur la dispersion des louveteaux suggèrent que les taux de dispersion étaient probablement très faibles et n'auraient pas modifié nos résultats de manière significative. De plus, la taille moyenne des meutes dans la GVE, et donc le nombre de louveteaux survivants dans chaque meute, a rarement varié de fin décembre à avril (Cassidy et al. 2023, Gable et al. 2023a, 2024b, 2025), ce qui indique que si une dispersion s'est produite pendant l'hiver, elle a été très rare. Nous estimons donc raisonnable de supposer que la quasi-totalité des baisses du nombre de louveteaux survivants dans une meute peut être attribuée à la mortalité.

Notre approche de surveillance nous a permis d'étudier facilement la survie et le recrutement annuels des louveteaux dans un écosystème forestier, ce qui était jusqu'à présent difficile. Nous sommes convaincus que la méthode que nous avons employée pour estimer la survie et le recrutement pourrait s'avérer efficace dans de nombreux écosystèmes similaires, offrant aux chercheurs une alternative réalisable et moins invasive (c'est-à-dire par rapport à l'équipement de petits louveteaux avec des colliers ou à l'implantation chirurgicale d'émetteurs) pour estimer et surveiller la survie et le recrutement des louveteaux, en particulier dans le cadre d'études à long terme (Fuller et al. 2003, Gable et al. 2023a). En étudiant les louveteaux presque exclusivement à travers des observations réalisées à l'aide de caméras à distance, nous avons pu examiner les schémas de variation interannuelle de la survie et du recrutement des louveteaux qui s'étaient jusqu'alors révélés énigmatiques. La variabilité considérable des taux de survie que nous avons observée entre les meutes et les années met en évidence le peu de connaissances dont nous disposons sur les schémas de survie des louveteaux et la nécessité de mieux comprendre l'écologie reproductive des loups.

Il y a plus de deux décennies, Fuller et al. (2003, p. 191) affirmaient que « la survie des louveteaux était probablement le plus grand mystère de la biologie du loup à l'heure actuelle ». Bien que des progrès significatifs aient été réalisés depuis lors, la survie des louveteaux reste l'un des aspects les plus insaisissables de la biologie du loup en raison de la difficulté à observer les louveteaux. **Cependant**, de nouvelles approches et technologies améliorent notre capacité à estimer le recrutement et la survie des louveteaux, et nous sommes optimistes quant au fait qu'avec davantage de données sur le recrutement et la survie au sein des zones d'étude et entre elles, nous pourrions mieux comprendre ce qui détermine en fin de compte les schémas spatio-temporels de la survie des louveteaux.

### **Contributions des auteurs**

**Andrea Hynes** : Conceptualisation (à parts égales) ; Curation des données (à parts égales) ; Analyse formelle (responsable) ; Enquête (à parts égales) ; méthodologie (à parts égales) ; logiciels (responsable) ; visualisation (responsable) ; rédaction - version originale (responsable) ; rédaction - révision et édition (responsable). **Thomas D. Gable** : conceptualisation (à parts égales) ; gestion des données (à parts égales) ; obtention de financement (à parts égales) ; recherche (à parts égales) ; méthodologie (à parts égales) ; administration du projet (à parts égales) ; Ressources (à parts égales) ; Supervision (à parts égales) ; Rédaction – révision et édition (à parts égales). **Austin T. Homkes** : Gestion des données (à parts égales) ; Obtention de financement (contribution) ; Recherche (à parts égales) ; Méthodologie (contribution) ; Administration du projet (contribution) ; Ressources (à parts égales) ; Supervision (contribution) ; Rédaction - révision et édition (contribution). **Joseph K. Bump** : Obtention de financement (à parts égales) ; Administration du projet (à parts égales) ; Rédaction - révision et édition (contribution). **John G. Bruggink** : Obtention de financement (contribution) ; Administration du projet (contribution) ; Ressources (contribution) ; Supervision (à parts égales) ; Rédaction - révision et édition (à parts égales).

## References

- Adams, L. G., Stephenson, R. O., Dale, B. W., Ahgook, R. T. and Demma, D. J. 2008. Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the Central Brooks Range, Alaska. – *Wildl. Monogr.* 170: 1–25.
- Argue, A. M., Mills, K. J. and Patterson, B. R. 2008. Behavioural response of eastern wolves (*Canis lycaon*) to disturbance at homesites and its effects on pup survival. – *Can. J. Zool.* 86: 400–406.
- Ausband, D. E., Mitchell, M. S., Stansbury, C. R., Stenglein, J. L. and Waits, L. P. 2017. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. – *Proc. R. Soc. B* 284: 20170580.
- Ausband, D. E., Lukacs, P. M., Hurley, M., Roberts, S., Strickfaden, K. and Moeller, A. K. 2022. Estimating wolf abundance from cameras. – *Ecosphere* 13: e3933.
- Ballard, W. B., Whitman, J. S. and Gardner, C. L. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. – *Wildl. Monogr.* 98: 3–54.
- Barber-Meyer, S. M., Mech, L. D., Newton, W. E. and Borg, B. L. 2016. Differential wolf-pack-size persistence and the role of risk when hunting dangerous prey. – *Behaviour* 153: 1473–1487.
- Benson, J. F., Mills, K. J., Loveless, K. M. and Patterson, B. R. 2013. Genetic and environmental influences on pup mortality risk for wolves and coyotes within a *Canis* hybrid zone. – *Biol. Conserv.* 166: 133–141.
- Brice, E. M., Larsen, E. J. and MacNulty, D. R. 2022. Sampling bias exaggerates a textbook example of a trophic cascade. – *Ecol. Lett.* 25: 177–188.
- Bump, J., Gable, T., Johnson-Bice, S., Homkes, A., Freund, D., Windels, S. and Chakrabarti, S. 2022. Predator personalities alter ecosystem services. – *Front. Ecol. Environ.* 20: 275–277.
- Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzilik, R., Dewey, S. R., Stephenson, J. A., Stahler, D. R., Gable, T. D., Bump, J. K., Homkes, A. T., Windels, S. K. and Smith, D. W. 2023. Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. – *Front. Ecol. Environ.* 21: 356–362.
- Chitwood, M. C., Lashley, M. A., DePerno, C. S. and Moorman, C. E. 2017. Considerations on neonatal ungulate capture method: potential for bias in survival estimation and cause-specific mortality. – *Wildl. Biol.* 2017: 1–4.
- Crawshaw, G. J., Mills, K. J., Mosley, C. and Patterson, B. R. 2007. Field implantation of intraperitoneal radiotransmitters in eastern wolf (*Canis lycaon*) pups using inhalation anesthesia with sevoflurane. – *J. Wildl. Dis.* 43: 711–718.
- Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Quimby, K. A., Smith, D. W. and Coulson, T. 2014. Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). – *J. Anim. Ecol.* 83: 1344–1356.
- Drummond, F. M., Parker, K. A., Lovegrove, T. G. and Armstrong, D. P. 2019. Distinguishing effects of juvenile mortality and dispersal on recruitment. – *J. Wildl. Manage.* 83: 1744–1752.
- Dybala, K. E., Gardali, T. and Eadie, J. M. 2013. Dependent vs. independent juvenile survival: contrasting drivers of variation and the buffering effect of parental care. – *Ecology* 94: 1584–1593.
- Engelbrechtsen, K. N., Cherry, M. J., Conner, L. M., Garrison, E. P., Miller, K. V. and Chandler, R. B. 2023. Noninvasive camera data and spatial capture–recapture models reveal strong temporal variation in fawn survival. – *Ecosphere* 14: e4497.
- Engelbrechtsen, K. N., Rushing, C., DeBloois, D. and Young, J. K. 2024. Increased maternal care improves neonate survival in a solitary carnivore. – *Anim. Behav.* 210: 369–381.
- Fritts, S. H. and Mech, L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in north-western Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 1981: 3–79.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 105: 3–41.

- Fuller, T. K. and Keith, L. B. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. – *J. Wildl. Manage.* 44: 583–602.
- Fuller, T. K., Mech, L. D. and Cochrane, J. F. 2003. Wolf population dynamics. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 1–32.
- Gable, T. D., Windels, S. K., Bruggink, J. G. and Barber-Meyer, S. M. 2018. Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. – *Am. Midl. Nat.* 179: 15–27.
- Gable, T. D., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2022. 2021–2022 Greater Voyageurs Ecosystem wolf pack and population size report. – Univ. of Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2023a. 2022–2023 Greater Voyageurs Ecosystem wolf population report. – Univ. of Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., Johnson-Bice, S. M., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2023b. Differential provisioning roles, prey size, and prey abundance shape the dynamic feeding behavior of gray wolves. – *Commun. Biol.* 6: 1045.
- Gable, T. D., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2024a. 2023–2024 Greater Voyageurs Ecosystem wolf population report. – Univ. of Minnesota Digital Conservancy.
- Gable, T. D., Johnson-Bice, S. M., Homkes, A. T. and Bump, J. K. 2024b. Single visits to active wolf dens do not impact wolf pup recruitment or pack size. – *Wildlife Biol.* 2024: e01195.
- Gable, T. D., Homkes, A. T., Heny, S. A. and Bump, J. K. 2025. 2024–2025 Greater Voyageurs Ecosystem wolf population report. – Univ. of Minnesota Digital Conservancy.
- Gude, J. A., Mitchell, M. S., Russell, R. E., Sime, C. A., Bangs, E. E., Mech, L. D. and Ream, R. R. 2012. Wolf population dynamics in the U.S. Northern Rocky Mountains are affected by recruitment and human-caused mortality. – *J. Wildl. Manage.* 76: 108–118.
- Harrington, F. H., Mech, L. D. and Fritts, S. H. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 19–26.
- Hayes, R. D. and Harestad, A. S. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. – *Can. J. Zool.* 78: 36–48.
- Hynes, A. 2024. Patterns in gray wolf pup survival and recruitment in northern Minnesota. – MSc thesis, Northern Michigan Univ., Marquette, Michigan, USA.
- Hynes, A., Gable, T. D., Homkes, A. T., Bump, J. K. and Bruggink, J. G. 2026. Dataset supporting: Born to die: pack and population level estimates of wolf pup survival and recruitment in the Greater Voyageurs Ecosystem. – Data Repository for the University of Minnesota (DRUM), <https://hdl.handle.net/11299/277747> Repository.
- Jacobs, C. E. and Ausband, D. E. 2019. Wolves in space: locations of individuals and their effect on pup survival in groups of a cooperatively breeding canid. – *Anim. Behav.* 155: 189–197.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Bunevich, A. N., Minkowski, L. and Okarma, H. 1996. Population dynamics of wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847–1993. – *Mamm. Rev.* 26: 103–126.
- Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Ausband, D. E., Woodruff, S. P., Bradley, E. H., Holyan, J. and Laudon, K. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. – *J. Wildl. Manage.* 81: 581–592.
- Jiménez, J., Cara, D., García-Domínguez, F. and Barasona, J. A. 2023. Estimating wolf (*Canis lupus*) densities using video camera traps and spatial capture–recapture analysis. – *Ecosphere* 14: e4604.
- Lodberg-Holm, H. K., Teglas, B. S., Tyers, D. B., Jimenez, M. D. and Smith, D. W. 2021. Spatial and temporal variability in summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in the Greater Yellowstone Ecosystem. – *J. Mammal.* 102: 1030–1041.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Mech, L. D. and Eberly, L. E. 2009a. Body size and predatory performance in wolves: is bigger better? – *J. Anim. Ecol.* 78: 532–539.
- MacNulty, D. R., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Mech, L. D., Stahler, D. R. and Packer, C. 2009b. Predatory senescence in ageing wolves. – *Ecol. Lett.* 12: 1347–1356.
- MacNulty, D. R., Tallian, A., Stahler, D. R. and Smith, D. W. 2014. Influence of group size on the success of wolves hunting bison. – *PLoS One* 9: e112884.
- Marneweck, D. G., Druce, D. J. and Somers, M. J. 2019. Food, family and female age affect reproduction and pup survival of African wild dogs. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73: 65.
- Mattioli, L., Canu, A., Passilongo, D., Scandura, M. and Apollonio, M. 2018. Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture–recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring. – *Front. Zool.* 15: 38.
- Mech, L. D. and Barber-Meyer, S. 2015. Yellowstone wolf (*Canis lupus*) density predicted by elk (*Cervus elaphus*) biomass. – *Can. J. Zool.* 93: 499–502.
- Mech, L. D. and Boitani, L. 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. – Univ. of Chicago Press.
- Mech, L. D. and Goyal, S. M. 1993. Canine parvovirus effect on wolf population change and pup survival. – *J. Wildl. Dis.* 29: 330–333.
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W. and Dale, B. W. 1998. *The wolves of Denali*. – Univ. of Minnesota Press.
- Meijer, T., Norén, K. and Angerbjörn, A. 2011. The impact of maternal experience on post-weaning survival in an endangered arctic fox population. – *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 549–553.
- Mills, K. J., Patterson, B. R. and Murray, D. L. 2008. Direct estimation of early survival and movements in eastern wolf pups. – *J. Wildl. Manage.* 72: 949–954.
- Morales-González, A., Fernández-Gil, A., Quevedo, M. and Revilla, E. 2022. Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). – *Biol. Rev.* 97: 466–480.
- Murray, D. L. and Patterson, B. R. 2006. Wildlife survival estimation: recent advances and future directions. – *J. Wildl. Manage.* 70: 1499–1503.
- National Park Service 2016. Foundation document Voyageurs National Park. – US Department of the Interior, USA.
- Nordli, K., Wabakken, P., Eriksen, A., Sand, H., Wikenros, C., Maartmann, E. and Zimmermann, B. 2023. Spatial and temporal cohesion of parents and offspring in a social large carnivore. – *Anim. Behav.* 197: 155–167.
- Nowak, S. and Mysłajek, R. W. 2016. Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. – *Mamm. Res.* 61: 83–98.
- Nowak, S., Mysłajek, R. W. and Jędrzejewska, B. 2008. Density and demography of wolf (*Canis lupus*) population in the western-most part of the Polish Carpathian Mountains, 1996–2003. – *Folia Zool.* 57: 392–402.
- Packard, J. M. 2003. Wolf behavior: reproductive, social, and intelligent. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behav-*

- ior, ecology, and conservation. Univ. of Chicago Press, pp. 35–65.
- Person, D. K. and Russell, A. L. 2009. Reproduction and den site selection by wolves in a disturbed landscape. – *Northwest. Sci.* 83: 211–224.
- Peterson, R. O. and Page, R. E. 1988. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986. – *J. Mammal.* 69: 89–99.
- Peterson, R. O., Woolington, J. D. and Bailey, T. N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. – *Wildl. Monogr.* 1984: 3–52.
- Pike, D. A., Pizzatto, L., Pike, B. A. and Shine, R. 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. – *Ecology* 89: 607–611.
- Pletscher, D. H., Ream, R. R., Boyd, D. K., Fairchild, M. W. and Kunkel, K. E. 1997. Population dynamics of a recolonizing wolf population. – *J. Wildl. Manage.* 61: 459–465.
- Reichmann, A. and Saltz, D. 2005. The Golan wolves: the dynamics, behavioral ecology, and management of an endangered pest. – *Isr. J. Zool.* 51: 87–133.
- Schmidt, P. A. and Mech, L. D. 1997. Wolf pack size and food acquisition. – *Am. Nat.* 150: 513–517.
- Sidorovich, V., Schnitzler, A., Schnitzler, C. and Rotenko, I. 2017. Wolf denning behaviour in response to external disturbances and implications for pup survival. – *Mamm. Biol.* 87: 89–92.
- Smith, D., Stahler, D., Stahler, E., Metz, M., Cassidy, K., Cassidy, B., Koitzsch, L., Harrison, Q., Cato, E. and McIntyre, R. 2017. Yellowstone National Park wolf project annual report 2016. – National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, USA.
- Sparkman, A. M., Blois, M., Adams, J., Waits, L., Miller, D. A. W. and Murray, D. L. 2016. Evidence for sex-specific reproductive senescence in monogamous cooperatively breeding red wolves. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71: 6.
- Stahler, D. R., MacNulty, D. R., Wayne, R. K., vonHoldt, B. and Smith, D. W. 2013. The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. – *J. Anim. Ecol.* 82: 222–234.
- Swingen, M. 2021. Wolf pup monitoring 2021. – 1854 Treaty Authority. [https://www.1854treatyauthority.org/index.php?option=com\\_edocman&view=document&layout=viewpdf&id=253&documenturl=ede8bbe6b0a26d10847a20d479efd3aa.pdf&tmpl=component](https://www.1854treatyauthority.org/index.php?option=com_edocman&view=document&layout=viewpdf&id=253&documenturl=ede8bbe6b0a26d10847a20d479efd3aa.pdf&tmpl=component).
- Treves, A., Martin, K. A., Wiedenhoeft, J. E. and Wydeven, A. P. 2009. Dispersal of gray wolves in the Great Lakes Region. – In: Wydeven, A. P., Van Deelen, T. R. and Heske, E. J. (eds), Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the United States: an endangered species success story. Springer, pp. 191–204.
- Van Ballenberghe, V. and Mech, L. D. 1975. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota. – *J. Mammal.* 56: 44–63.
- Van Ballenberghe, V., Erickson, A. W. and Byman, D. 1975. Ecology of the timber wolf in northeastern Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 43: 3–43.
- Verboven, N. and Tinbergen, J. M. 2002. Nest desertion: a trade-off between current and future reproduction. – *Anim. Behav.* 63: 951–958.
- Walsh, P. B., Sethi, S. A., Lake, B. C., Mangipane, B. A., Nielson, R. and Lowe, S. 2016. Estimating denning date of wolves with daily movement and GPS location fix failure. – *Wildl. Soc. Bull.* 40: 663–668.
- Wilmers, C. C., Levi, T., Prugh, L. R., Ruprecht, J. and Stahler, D. R. 2025. The ecological impacts of large-carnivore recovery in North America. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 56: 337–363.
- Wydeven, A. P., Wiedenhoeft, J. E., Schultz, R. N., Thiel, R. P., Jurewicz, R. L., Kohn, B. E. and Van Deelen, T. R. 2009. History, population growth, and management of wolves in Wisconsin. – In: Wydeven, A. P., Van Deelen, T. R. and Heske, E. J. (eds), Recovery of gray wolves in the Great Lakes region of the US. Springer, pp. 87–105.