

Évaluation des principaux paramètres démographiques et de la viabilité d'une population de loups dans un environnement fortement dominé par l'homme

Biological Conservation 316 (2026) 111784

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

 **Biological Conservation** 

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Assessing key demographic parameters and viability of a wolf population in a highly human-dominated landscape

Mónia Nakamura^{a,b,c,d,*}, Pedro Monterroso^{a,c}, Helena Rio-Maior^{a,c,1}, Raquel Godinho^{a,b,c}, Francisco Álvares^{a,c}, José Vicente López-Bao^{e,2}, Olivier Gimenez^{d,2}

^a CIBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, InBIO Laboratório Associado, Campus de Vairão, Universidade do Porto, 4485-661, Vairão, Portugal
^b Departamento de Biologia, Faculdade de Ciências, Universidade do Porto, 4099-002, Porto, Portugal
^c BIOPOLIS Program in Genomics, Biodiversity and Land Planning, CIBIO, Campus de Vairão, 4485-661, Vairão, Portugal
^d CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France
^e Biodiversity Research Institute (University of Oviedo – CSIC – Principado de Asturias), Oviedo University, Mieres, Spain

Résumé

La survie des grands carnivores dans les paysages dominés par l'homme est particulièrement sensible à l'impact de l'activité humaine sur des paramètres démographiques clés, tels que la survie, qui est fortement influencée par les abattages légaux et illégaux. **Cependant**, l'estimation de ces **paramètres démographiques** est complexe et nécessite des efforts logistiques et économiques considérables. Nous avons développé un **modèle bayésien intégré** de population pour les loups vivant dans un paysage dominé par l'homme, à la limite de leur aire de répartition Européenne. Nous avons intégré plusieurs ensembles de données à long terme (2007-2019) portant sur les recensements de population, la fécondité, l'identification moléculaire des individus et la récupération des cadavres de loups équipés d'un collier GPS. À l'aide de ce modèle, nous avons estimé la taille et la structure de la population, le taux de croissance, les taux de survie et d'émigration, ces deux derniers paramètres étant largement inconnus pour les loups vivant dans ces paysages. Nous avons estimé un taux de croissance de 1,04 (IC à 95% : 1,03-1,05). Les taux de survie estimés étaient de 0,72 (IC à 95% : 0,66-0,77) pour les adultes et de 0,53 (IC à 95% : 0,30-0,71) pour les louveteaux, et le taux d'émigration était de 0,13 (IC à 95% : 0,06-0,21). Les faibles taux d'émigration estimés pourraient contribuer à expliquer la structure cryptique de la population observée chez le loup Ibérique. En projetant la croissance de la population sur une période de dix ans (2020-2029) selon différents scénarios de fécondité et de taux de survie, nous avons identifié la survie des adultes comme un facteur clé influençant la persistance du loup dans les paysages dominés par l'homme. Les conflits liés aux attaques de loups sur le bétail, qui peuvent entraîner une augmentation des abattages en représailles et de la pression publique en faveur d'une réduction des populations de loups, associés à d'autres causes de mortalité anthropiques et aux impacts du développement des infrastructures, peuvent réduire les taux de survie des loups dans une mesure inconnue et, par conséquent, compromettre le rétablissement de l'espèce.

Mots-clés : *Canis lupus*, Capture-recapture, Émigration, Modèle de population intégré, Analyse de viabilité des populations, Survie

1. INTRODUCTION

La conservation des grands carnivores représente un défi dans les paysages dominés par l'homme, car le fait de partager l'espace avec ces espèces entraîne souvent des conflits de nature diverse (Carter et Linnell, 2016 ; Lamb et al., 2020), principalement en raison de leur comportement prédateur (Lute et al., 2018). Les différents points de vue sur la manière de partager l'espace avec ces espèces s'affrontent et interagissent avec des facteurs sociaux, culturels, politiques et institutionnels (Chapron et López-Bao, 2020 ; Lute et al., 2018), ce qui complique encore davantage la conservation. Le partage des paysages peut influencer des paramètres démographiques, tels que la survie, et déterminer en fin de compte la persistance des grands carnivores dans les paysages dominés par l'homme (Benson et al., 2023 ; Lamb et al., 2020). Cette persistance est fortement modulée par l'impact des humains sur la disponibilité alimentaire, l'habitat, ainsi que l'écologie et la démographie des espèces (Cassidy et al., 2023 ; López-Bao et al., 2019). Dans ce contexte, l'identification des paramètres démographiques clés ou des taux vitaux qui limitent le plus leur persistance est une pierre angulaire pour élaborer de manière appropriée des stratégies efficaces de conservation des grands carnivores (Lamb et al., 2020).

Il est difficile d'obtenir des estimations démographiques fiables pour ces espèces insaisissables, car il est compliqué de détecter les groupes familiaux, les événements reproductifs, la mortalité et les individus en dispersion. Les grands carnivores sont généralement nocturnes, ont un vaste rayon d'action et sont présents en faible densité, ce qui complique encore davantage leur détection et leur observation. **De plus**, leurs principales causes de mortalité sont d'origine anthropique, telles que le braconnage, les collisions routières ou la chasse (par exemple, Benson et al., 2023 ; Liberg et al., 2020), et une grande partie de certaines de ces causes est cryptique, ce qui rend encore plus difficile l'obtention d'estimations fiables de la survie (Liberg et al., 2012 ; Treves et al., 2021).

Les loups (*Canis lupus*) comptent parmi les espèces les plus adaptables et les plus persistantes dans les paysages dominés par l'homme (par exemple, Chapron et al., 2014 ; Di Bernardi et al., 2025). **En Europe, par exemple, après une diminution de l'intensité de la persécution, plusieurs populations de loups ont connu une croissance rapide, avec des taux de croissance pouvant atteindre 1,36 en Allemagne (Reinhardt et al., 2019) ou 1,27 en France** (Marescot et al., 2011). On trouve des loups dans tous les États membres continentaux de l'Union Européenne, avec une population totale estimée à 21 500 individus (Boitani et al., 2022).

Pourtant, ce rétablissement est inégal : alors que certaines populations ont affiché une tendance remarquablement positive au cours des dernières décennies, d'autres sont restées relativement stables, avec des taux de croissance plus faibles, voire ont disparu (López-Bao et al., 2018) en raison de diverses causes, notamment le braconnage ou la fragmentation du paysage (Bischof et al., 2020 ; Boitani et al., 2022 ; Caniglia et al., 2012).

La croissance des populations est déterminée par l'interaction entre la fécondité, l'immigration, l'émigration et la survie. Parmi ces facteurs, la survie des adultes est particulièrement déterminante pour les espèces à longue durée de vie comme les loups

(Heppell et al., 2000), et représente probablement un paramètre clé limitant la croissance des populations et la connectivité dans les paysages fragmentés en raison des conflits liés au partage de l'espace avec les humains (Cooley et al., 2009). **Cependant**, la plupart des estimations disponibles sur les taux de survie concernent les populations de loups d'Amérique du Nord dans des paysages non dominés par l'homme, et sont principalement issues de modèles de capture-recapture (CR) basés sur un échantillonnage génétique non invasif (par exemple, des taux de survie de 0,74, Adams et al., 2011 ; et 0,71, Marucco et al., 2012) ou de loups équipés d'un collier (par exemple, taux de survie de 0,73, Hebblewhite et Whittington, 2020 ; et 0,82, Treves et al., 2017). Les estimations de survie en France entre 1995 et 2003 (0,84 ; Maescot et al., 2012) et dans les Alpes entre 1999 et 2006 (0,82 ; Marucco et al., 2009) fournissent des indications basées sur des modèles CR. D'autres études distinguent des taux de survie de 0,66 à 0,75 pour les individus faiblement détectables et de 0,75 à 0,90 pour les individus hautement détectables en Italie et en France, respectivement (Caniglia et al., 2012 ; Cubaynes et al., 2010). **Cependant**, des estimations équivalentes sont rares pour les populations de loups Européennes, et encore plus rares aux limites de l'aire de répartition de l'espèce, compte tenu de l'hétérogénéité individuelle en matière de détection ou dans les populations présentant une structure cryptique, comme la population de loups de la péninsule Ibérique, caractérisée par une forte structure génétique et une faible dispersion effective (Silva et al., 2018).

L'évaluation et l'identification des paramètres démographiques clés sont particulièrement pertinentes pour les loups de la péninsule Ibérique. Cette population de loups est la plus importante qui subsiste en Europe occidentale, mais elle est génétiquement et géographiquement isolée, ce qui en fait potentiellement une population unique d'un point de vue génétique, comportemental et écologique (Lobo et al., 2025 ; Silva et al., 2018). Compte tenu de la structure cryptique de la population de loups Ibériques, garantir sa viabilité à long terme nécessite une meilleure compréhension des taux de survie et de dispersion parmi les groupes génétiques identifiés. À notre connaissance, dans la péninsule Ibérique, seules deux études ont porté sur la survie des loups. Blanco et Cortés (2007) ont estimé un taux de survie de 0,82 (IC à 95% : 0,71-0,94), sur la base de 14 loups équipés d'un collier entre 1997 et 2004 dans le centre de l'Espagne, 44% des cas de mortalité étant attribués au braconnage (décès liés à l'empoisonnement ou à des tirs illégaux) ; et Campos (2018) ont estimé un taux de survie de 0,62 (IC à 95% : 0,486-0,799), sur la base de 32 loups équipés d'un collier entre 1991 et 2017 au Portugal, **le braconnage étant la principale cause de mortalité**.

Cette variabilité au sein d'une même population de loups suggère une hétérogénéité spatiale remarquable de la survie au sein des populations et entre celles-ci dans les paysages dominés par l'homme, et souligne l'urgence d'obtenir des estimations démographiques robustes spécifiques à chaque région (Milleret et al., 2025 ; Morales-González et al., 2025). À cet égard, les conflits entre les loups et les humains, qui résultent principalement de la prédation du bétail, ainsi que les questions d'indemnisation associées dans les programmes de gestion (Lute et al., 2018) peuvent être à l'origine d'une telle hétérogénéité spatiale des paramètres démographiques tels que la survie. **Par exemple, au Portugal, où notre étude est menée, les modifications de la législation relative à l'indemnisation des dommages causés par les loups au bétail, avec des conditions plus strictes et une réduction du montant versé correspondant à la valeur de l'animal (conformément au décret-loi Portugais n° 54/2016), associées à des procédures d'indemnisation bureaucratiques et retardées, ont probablement réduit la**

tolérance envers les loups et accru les abattages en représailles, ce qui peut avoir un impact négatif significatif sur la survie des loups.

Notre étude porte sur les deux premières années (2018-2019) suivant ce changement législatif en matière d'indemnisation des dommages, ce qui pourrait mettre en évidence son impact sur les paramètres démographiques. Des modèles de population intégrés (IPM) ont été progressivement développés pour éclairer les stratégies de conservation (par exemple, Abadi et al., 2017 ; Bled et al., 2017 ; Horne et al., 2019 ; Milleret, 2016 ; Paquet et al., 2021 ; Petracca et al., 2024 ; Sells et al., 2022*b*). En décrivant formellement les processus écologiques, les IPM combinent de multiples sources de données (par exemple, les recensements de population, les estimations de fécondité) au sein d'un cadre analytique unique et unifié qui fournit des estimations plus précises et plus fiables des paramètres démographiques, y compris des paramètres inconnus (Arnold et al., 2018 ; Besbeas et al., 2010 ; Schaub et Abadi, 2011). Les IPM peuvent donc être utiles pour identifier les facteurs limitant les populations (Arnold et al., 2018).

En nous concentrant sur les loups persistant dans un paysage dominé par l'homme à la limite de leur aire de répartition Européenne, nous exploitons les données de surveillance à long terme des loups disponibles (2007-2019) dans le nord du Portugal (Alto Minho, 2 200 km²), à la limite de l'aire de répartition de la population de loups du nord-ouest de la péninsule Ibérique (Chapron et al., 2014), pour étudier la dynamique des populations de loups dans un paysage fortement dominé par l'homme et fragmenté. Nous avons développé un modèle IPM pour estimer les paramètres clés de la population – notamment la taille et la **structure** de la population, le taux de croissance, les taux de survie et d'émigration – et pour identifier les paramètres limitants affectant la persistance des loups dans ces paysages dominés par l'homme. Nous avons réalisé des projections démographiques sur une période de dix ans (2020-2029) selon différents scénarios afin d'identifier les paramètres et les seuils critiques pour cette persistance. Dans cette étude, nous examinons les tendances démographiques des loups depuis 2007, estimons les paramètres démographiques clés et évaluons comment la variation de ces paramètres influence la probabilité de quasi-extinction et d'extinction d'ici 2029.

Il est nécessaire d'améliorer les mesures de conservation et les stratégies de gestion en s'appuyant sur des estimations robustes des paramètres démographiques (en particulier les taux de survie et de dispersion), notamment dans les paysages Européens dominés par l'homme, où la connectivité est limitée et qui se situent à la limite de l'aire de répartition de l'espèce. À notre connaissance, il s'agit de l'une des rares études consacrées au loup gris, et de la première étude sur le loup Ibérique, à recourir à des données à long terme et à les intégrer dans un modèle IPM afin d'estimer plusieurs paramètres démographiques du loup totalement inconnus dans les paysages dominés par l'homme. **De plus**, bien que des IPM aient déjà été développés pour les loups en Amérique du Nord (par exemple, Horne et al., 2019 ; Petracca et al., 2024), cet outil puissant reste largement inutilisé dans le contexte des paysages Européens dominés par l'homme (voir également Paquet et al., 2021).

2. MATERIEL et METHODES

2. 1. Suivi à long terme de la population de loups dans l'Alto Minho

Nous avons mené cette étude dans la région de l'Alto Minho (nord-ouest du Portugal ; Fig. 1), où les loups persistent dans un paysage fortement dominé par l'homme, avec une densité de population de 107,7 habitants/km² ; (PORDATA, 2014), des établissements humains dispersés et une forte densité de routes revêtues (1,60 km/km², INE, 2014) ; une situation similaire à celle de la majeure partie de l'aire de répartition du loup dans le nord-ouest de la péninsule Ibérique (par exemple, Dennehy et al., 2021 ; Sazatornil et al., 2016 ; Torres et al., 2015) (pour une description plus détaillée de la zone d'étude, voir l'Annexe A1 dans les documents complémentaires). **Les loups de cette région forment un groupe génétique distinct au sein de la population de loups du nord-ouest de la péninsule Ibérique, avec peu de signes d'échanges d'individus avec d'autres zones voisines** (Silva et al., 2018).

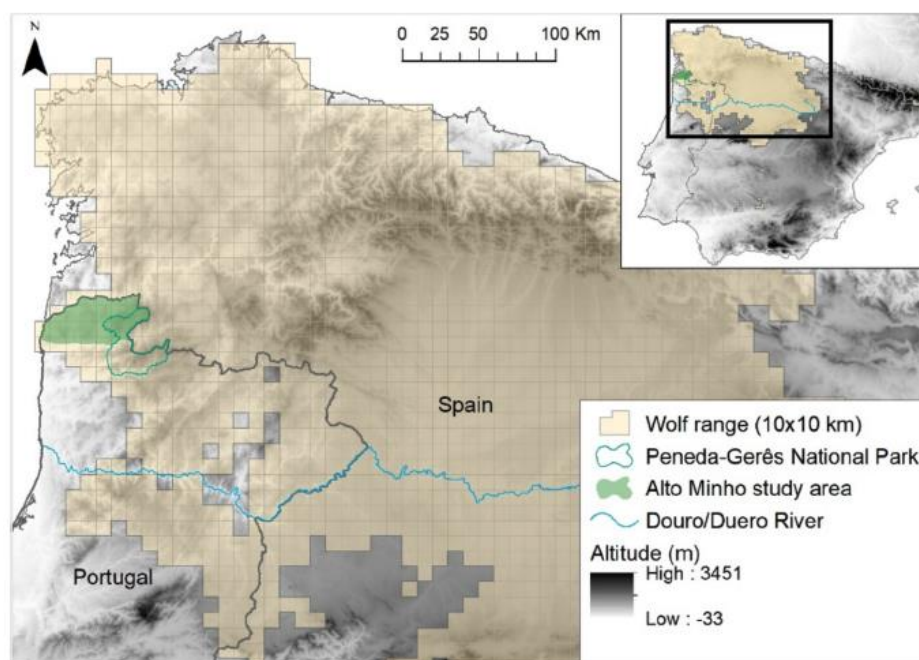


Fig. 1. Localisation de la zone d'étude (Alto Minho) dans le nord-ouest du Portugal et aire de répartition du loup dans la péninsule Ibérique (d'après Kaczensky, 2018)

Les loups ont fait l'objet d'un suivi annuel entre 2007 et 2019 afin d'estimer le nombre de meutes et les événements de reproduction (par exemple, Nakamura et al., 2021 ; Pacheco et al., 2024). Le suivi s'est principalement appuyé sur des transects à la recherche de traces de loups (excréments et urine) parcourus à pied ou en voiture (<10 km/h), sur des hurlements simulés, des observations, des pièges photographiques et l'identification moléculaire individuelle d'échantillons non invasifs pendant la saison d'élevage des louveteaux (de fin juin à début novembre). **De plus, plusieurs loups ont été capturés, équipés d'un collier GPS et identifiés génétiquement.** Pour une description détaillée des procédures relatives aux méthodologies de terrain, voir l'Annexe A1 dans les documents complémentaires. Nous avons soumis les échantillons à une analyse moléculaire pour l'identification des espèces et des individus, qui comprenait des échantillons de sang, de crottes, d'urine, de salive et de poils (pour une description détaillée des procédures moléculaires, voir l'Annexe A2 des documents complémentaires).

Au total, nous avons détecté 4 525 indices présumés de loups (348 ± 139 indices par an ; moyenne \pm écart-type ; intervalle : 112-518), dont 31% ont été collectés pour analyse génétique (1 355 échantillons de crottes, 20 d'urine, 14 de salive et 15 de poils). L'identification des espèces a été réussie dans 85% de ces échantillons non invasifs. Nous avons obtenu 709 **génotypes individuels** parmi les échantillons de loups analysés (c'est-à-dire le nombre d'excréments permettant une identification individuelle) au cours de la période d'étude, ce qui correspond à 223 loups différents identifiés entre 2007 et 2019. Dix-huit des 223 loups identifiés ont été retirés de l'analyse CR en raison d'un manque de détections au fil du temps. Notre ensemble de données sur l'historique de capture-recapture des loups comprenait 205 individus, dont 144 ont été détectés une fois, 30 deux fois et les 31 restants jusqu'à 7 fois au cours des 13 années d'échantillonnage. Les loups équipés d'un collier GPS qui sont morts ($n = 8$) ont été récupérés et utilisés comme informations sur les récupérations de cadavres pour l'estimation de la survie.

La présence d'une meute a été déterminée lorsqu'au moins deux loups ont été détectés (Mech et Boitani, 2003) ou chaque fois qu'un événement de reproduction (par exemple, la présence de louveteaux) a été confirmé. Le nombre d'adultes et de louveteaux dans les meutes a été obtenu par des observations, des détections de hurlements, des événements de piégeage photographique et des captures pour la pose de colliers GPS. Pour les individus identifiés moléculairement à partir d'échantillons non invasifs, nous avons utilisé les critères d'affectation à une meute appliqués dans des études précédentes, selon lesquels un individu était affecté à une meute s'il était détecté une fois sur le site d'habitation de la meute (dans une zone tampon de 1 km autour d'une tanière ou d'un site de rendez-vous) ou détecté au moins deux fois par an à l'intérieur du territoire de la meute (Nakamura et al., 2021 ; Stenglein et al., 2011). Les critères moléculaires de terrain et d'affectation à une meute sont décrits en détail dans (Nakamura et al., 2021) et (Rio-Maior et al., 2019, 2018).

Pour une description détaillée des procédures relatives à l'obtention des recensements annuels de la population, voir l'Annexe A dans les documents supplémentaires. Nous avons considéré les individus âgés de moins d'un an comme des louveteaux et ceux âgés de plus d'un an comme des subadultes/adultes (ci-après dénommés « adultes » ; nous avons regroupé les adultes et les subadultes en raison de la difficulté à les distinguer à distance).

2.2. Modèle de population intégré

Pour estimer la taille de la population et les principaux paramètres démographiques, nous avons développé notre modèle de population intégré (IPM) dans un cadre bayésien hiérarchique, en combinant différentes sources de données et en tenant compte des processus d'observation. L'IPM incluait les deux sexes, en tenant compte de la structure sociale des loups et du cycle biologique annuel, et intégrait trois composantes dans un modèle matriciel de population structuré par stades post-reproduction : **i**) la taille de la population, **ii**) la fécondité, et **iii**) les modèles de capture-recapture (ci-après CR). Nous avons estimé la taille annuelle de la population (N_{tot}), le nombre annuel d'adultes (N_{ad}) et de petits (N_{pup}), la survie des adultes (S_{ad}) et des petits (S_{pup}), la proportion de femelles reproductrices parmi les adultes ($Prop_{fb}$) et la fécondité (F) (Fig. 2). En intégrant un modèle CR à plusieurs états, nous avons également estimé des paramètres supplémentaires de fidélité (F_d), de récupération des individus morts (r) et de probabilités de détection (p_p) (Lebreton et al.,

1999). (Pour une description détaillée des composantes de l'IPM et de sa mise en œuvre, voir l'Annexe A3 du matériel supplémentaire).

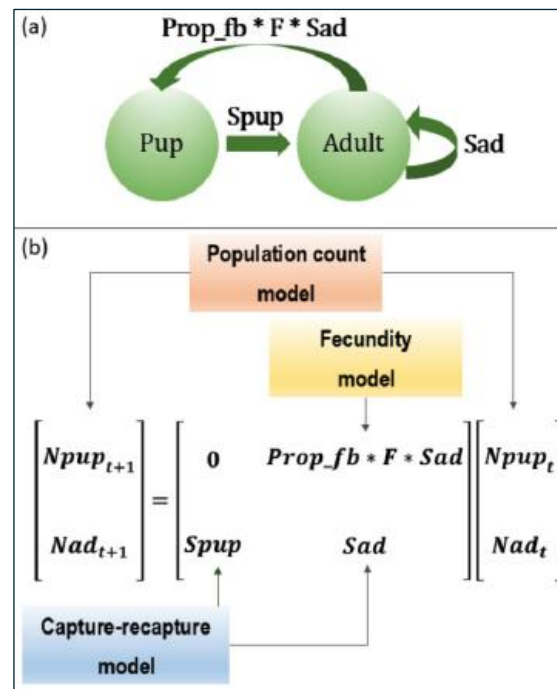


Fig. 2. (a) Schéma illustrant la construction de la matrice de population structurée par âge ; (b) composants du modèle de population intégrés dans une représentation sous forme de modèle matriciel (à des fins de représentation visuelle uniquement, le modèle matriciel n'étant pas mis en œuvre). (Prop_fb - proportion de femelles reproductrices parmi les adultes, F - fécondité, Spup - survie des petits ; Sad - survie des adultes ; Nad - nombre d'adultes ; Npup - nombre de petits)

2.3. Analyse de viabilité de la population

Nous avons prévu la **trajectoire** de la population sur une période de dix ans (2020-2029) à partir de l'ensemble de données empiriques en utilisant les paramètres de référence estimés à partir de l'IPM (contrôle). Afin de mieux comprendre la tendance et la structure de cette population, nous avons prédit la taille annuelle de la population, le taux de croissance annuel, ainsi que le nombre d'adultes et de petits pour la période de prévision. **De plus**, afin d'évaluer dans quelle mesure les variations de la fécondité et de la survie des adultes et des juvéniles influencent la trajectoire de la population et sa probabilité d'extinction, nous avons projeté la trajectoire pour la même période selon douze scénarios différents, en faisant varier chacune des variables suivantes à la fois : augmentation et diminution de la fécondité, de la survie des adultes ou de la survie des juvéniles de 10% et 20%. Nous avons également évalué comment ces variations de la fécondité et de la survie affectent le nombre d'adultes et de petits pendant la période de prévision. Afin de déterminer quels taux vitaux ont un effet plus marqué sur la démographie, nous avons réalisé une analyse de sensibilité du taux de croissance de la population (Caswell, 2019) en fixant ses paramètres aux estimations obtenues à partir de l'IPM. Pour tous les scénarios, nous avons déterminé la probabilité cumulative d'extinction ($N_{tot} = 0$; c'est-à-dire la probabilité que la taille de la population devienne nulle) et de quasi-extinction avec un seuil de $N_{tot} = 5$ individus (c'est-à-dire que la population de loups a peu de chances de se rétablir lorsque la population compte moins de 5 loups) pour la période de prévision. Nous avons défini cette taille minimale de population comme une quasi-extinction, en tenant compte des études disponibles sur l'analyse de viabilité des populations de loups avec un seuil de taille de population (par exemple, USFWS, 2023), de la taille de notre zone d'étude et de la proportion annuelle moyenne de femelles reproductrices parmi

les adultes obtenue pour notre zone d'étude (0,17 ; voir ci-dessous) – en l'absence de louveteaux, la probabilité qu'il y ait au moins une femelle reproductrice au sein de la population est inférieure à un, lorsque la population compte au maximum cinq adultes.

3. RESULTATS

Au total, entre 2007 et 2019, nous avons réalisé 6 371 km de transects (effort moyen : 796 km/an) et mené 1 574 relevés de hurlements, complétés par 313 relevés d'observation. Nous avons mené 1 559 nuits de piégeage photographique et 3 501 nuits de piégeage vivant pour la pose de colliers GPS (voir les détails sur l'effort consacré aux procédures méthodologiques de terrain dans le Tableau A1 de l'Annexe A1 du matériel supplémentaire).

Sur la base des informations de terrain et moléculaires (c'est-à-dire en tenant compte des données initiales, avant l'exécution de l'IPM), le nombre moyen annuel de loups observé entre 2007 et 2019 était de $34,8 \pm 13,3$ (fourchette : 13-61), avec un taux de croissance naïf moyen de $1,17 \pm 0,40$ (fourchette : 0,63-1,85). Le nombre annuel moyen observé d'adultes et de louveteaux était respectivement de $18,5 \pm 7,2$ (fourchette : 6-31) et de $12,4 \pm 5,3$ (fourchette : 4-20). Nous avons détecté une moyenne annuelle de $4,8 \pm 1,6$ meutes (fourchette : 2-7), avec une reproduction confirmée dans une moyenne de $3,7 \pm 1,4$ (fourchette : 1-6) d'entre elles (c'est-à-dire que chaque année, $77 \pm 18\%$ des meutes détectées se reproduisaient ; fourchette : 50-100 %). La proportion annuelle moyenne de femelles reproductrices parmi les adultes était de $0,17 \pm 0,06$ (intervalle : 0,09-0,29 ; résultat utilisé comme a priori informatif pour la variable fb dans le modèle IPM). Nous avons obtenu une fécondité moyenne de $3,9 \pm 2,4$ petits par meute ($n = 20$; intervalle : 1-9 ; résultat utilisé comme a priori informatif de F pour l'IPM sur la base des seules observations directes. Il est important de noter que la fécondité moyenne était de $3,4 \pm 1,8$ ($n = 48$; intervalle : 1-9) lorsque nous avons pris en compte les informations issues de différentes méthodologies de terrain (voir l'Annexe A4 et la Figure A1 de l'Annexe A5 du matériel supplémentaire).

À partir de notre IPM, nous avons estimé un **taux de croissance annuel** moyen et une taille de population de 1,04 (intervalle de crédibilité bayésien à 95% (95% BCI) : 1,03-1,05 ; intervalle : 0,88-1,29) et $35,6 \pm 9,3$ (fourchette : 23-53), respectivement (Fig. 3A et B) ; avec une moyenne annuelle de $21,6 \pm 5,5$ (fourchette : 15-32) adultes et $13,6 \pm 4,2$ (fourchette : 8-23) juvéniles dans la population (Fig. 3C). Le taux d'accroissement annuel du nombre d'adultes était de $1,07 \pm 0,11$ et celui du nombre de petits de $1,07 \pm 0,27$. Le taux de survie moyen des adultes a été estimé à 0,72 (IC à 95% : 0,66-0,77) et à 0,53 (IC à 95% : 0,30-0,71) pour les petits. Les taux de survie annuels les plus bas chez les adultes ont été observés entre 2008 et 2009 (0,68) et entre 2009 et 2010 (0,65) (Fig. 3D). Le taux de fidélité des adultes à la zone d'étude a été estimé à 0,87 (IC à 95% : 0,79-0,94), et la survie apparente à 0,63 (IC à 95% : 0,52-0,72). La probabilité de détection d'un individu était de 0,44, et celle de récupération d'un individu mort était de 0,06 (voir les détails sur les estimations des paramètres dans le Tableau 1 et les résultats du modèle avec toutes les estimations dans le Tableau A2 de l'Annexe A5 du matériel supplémentaire).

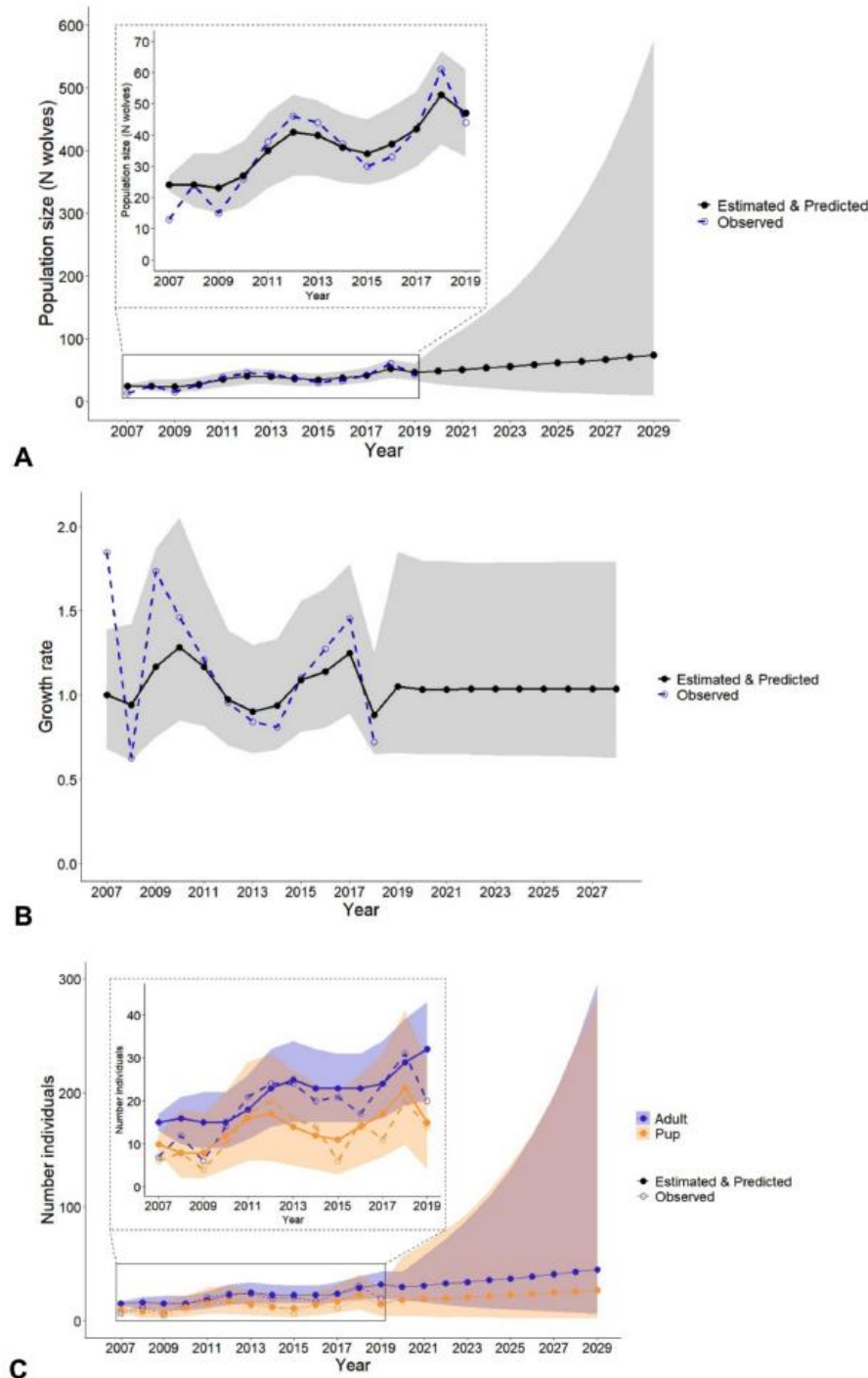


Fig. 3. Valeurs annuelles observées, estimations médianes des paramètres et projections obtenues à l'aide du modèle démographique intégré pour la période d'échantillonnage (2007-2019) et la période de prévision (2020-2029) : **A**) taille de la population, avec un encart pour la période d'échantillonnage ; **B**) taux de croissance ; **C**) nombre d'adultes et de petits, avec un encart pour la période d'échantillonnage ; et **D**) taux de survie annuel des adultes avec les valeurs moyennes globales du taux de survie apparent des adultes (ligne pointillée noire) et de la survie des petits (ligne orange) ; les zones ombrées représentent les intervalles de crédibilité bayésiens à 95 %

Notre analyse de viabilité de la population a révélé que, si le taux de survie des adultes est maintenu à 0,72, la taille moyenne annuelle estimée de la population pour la période de prévision (2020-2029) serait de $60,7 \pm 8,4$ loups (Fig. 4A), avec une moyenne de $36,9 \pm 5,1$ adultes et $22,5 \pm 3,0$ petits (Tableau 2 et Fig. 4B). D'ici 2029, la probabilité d'extinction ($N_{tot} = 0$) des loups dans l'Alto Minho serait de 0,001, et la probabilité de quasi-extinction ($N_{tot} = 5$) serait de 0,013 (Tableau 2 et Fig. 5). **À l'inverse**, si le taux de survie des adultes diminue de 10%, le taux de croissance passera à 0,96, et les probabilités d'extinction et de quasi-

extinction augmenteront respectivement à 0,01 et 0,07 (Tableau 2). Si le taux de survie des adultes diminue de 20%, le taux de croissance passera à 0,89, et les probabilités d'extinction et de quasi-extinction augmenteront respectivement à 0,06 et 0,22 (Tableau 2 ; voir les détails supplémentaires dans les Figures A2 et A3 de l'Annexe A5 du matériel supplémentaire). Une variation de 10% ou 20% du taux de survie des juvéniles et de la fécondité pour la période de prévision a eu peu d'effet sur les paramètres démographiques analysés – c'est-à-dire une faible sensibilité, avec respectivement jusqu'à 1% et 8% de variation du taux de croissance – et, par conséquent, sur les probabilités d'extinction (Tableau 2 ; Figures A4 et A5 de l'Annexe A5 du matériel supplémentaire).

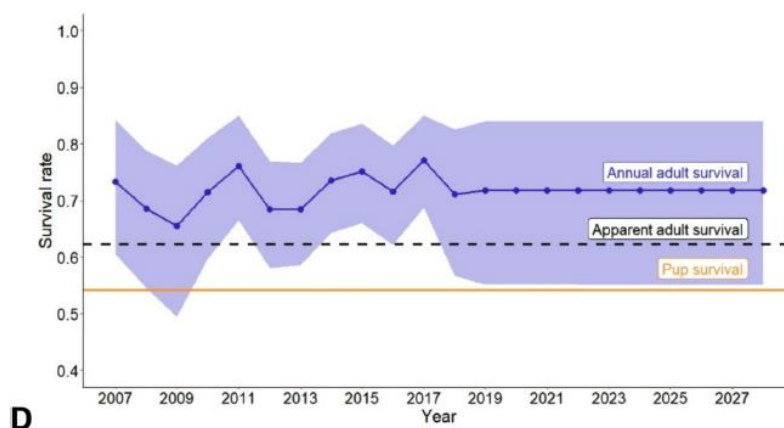


Fig. 3. (continued).

Tableau 1. Estimations des paramètres obtenues à l'aide du modèle démographique intégré ; moyenne postérieure des estimations médianes (Moyenne), écart-type (ET) et intervalle de crédibilité bayésien à 95% (ICB à 95%)

Parameter	Mean \pm SD	95%BCI
Proportion female breeders (mean.Prop_fb)	0.17 \pm 0.02	[0.12; 0.22]
Fecundity (mean.F)	4.00 \pm 1.47	[1.94; 7.65]
Pup Survival (mean.Spup)	0.53 \pm 0.12	[0.30; 0.71]
Adult Survival (Sad)	0.72 \pm 0.03	[0.66; 0.77]
Fidelity (Fd)	0.87 \pm 0.04	[0.79; 0.94]
Dead recovery (τ)	0.06 \pm 0.02	[0.03; 0.10]
Detection (pp)	0.44 \pm 0.04	[0.35; 0.52]

4. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons estimé les principaux paramètres démographiques d'une population de loups vivant dans un environnement fortement dominé par l'homme et présentant une **structure de population cryptique**, et nous avons réalisé une analyse de viabilité de la population à l'aide d'un modèle IPM. Cette analyse a permis de montrer dans quelle mesure la variation de la survie des adultes influe sur la persistance des loups. **En conséquence**, nous prévoyons qu'une baisse potentielle de 10% de la survie des adultes d'ici 2029 entraînerait une tendance négative (taux de croissance de 0,97) du nombre de loups. Il est remarquable de constater que nos estimations suggèrent qu'une probabilité de quasi-extinction de 22% serait atteinte en seulement 10 ans si la survie des adultes diminuait de 20%. **Étant donné que les conflits avec les humains entraînent souvent l'abattage illégal de loups dans une mesure inconnue (par exemple, Liberg et al., 2012), les efforts devraient se concentrer sur la réduction de la mortalité anthropique, en particulier l'abattage illégal, afin d'augmenter les taux de survie et de dispersion des adultes, améliorant ainsi la viabilité globale de la population.**

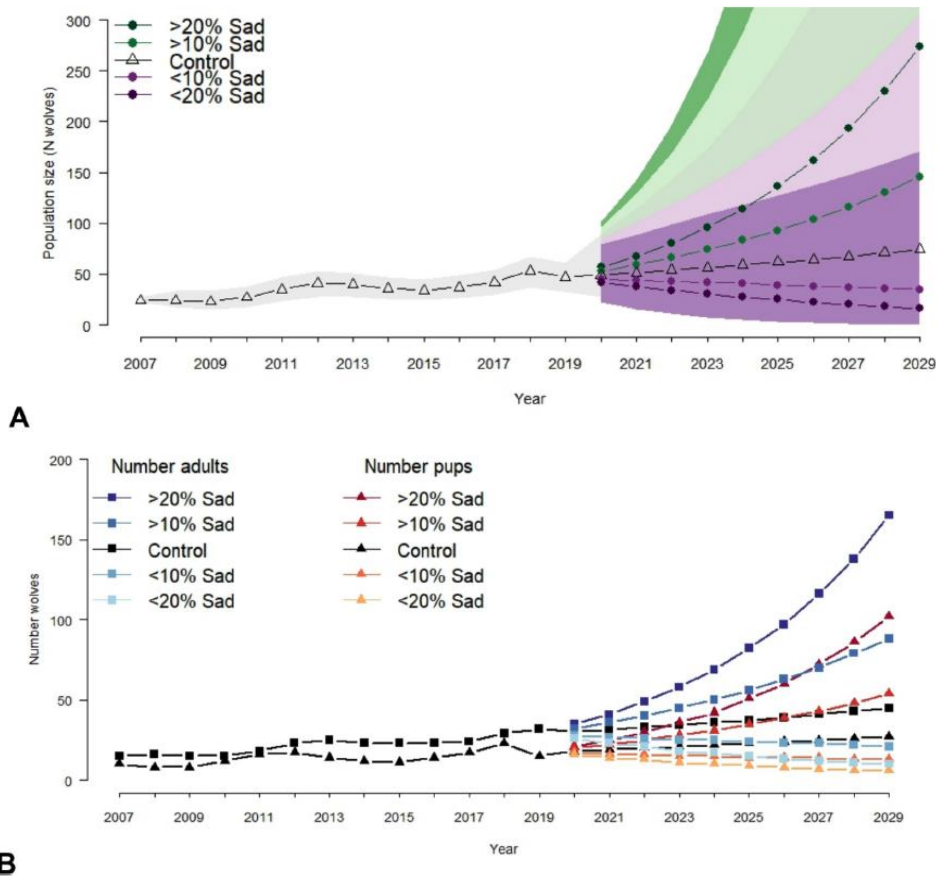


Fig. 4. Taille annuelle de la population (**A**) et nombre d'adultes et de juvéniles (**B**) pour les périodes d'échantillonnage (2007-2019) et de prévision (2020-2029), sur la base du modèle démographique intégré mis au point. Prévisions pour la période de prévision obtenues sans (contrôle) et avec des variations (<10%, <20%, >10% et >20%) des taux de survie des adultes (Sad) : les zones ombrées représentent les intervalles de crédibilité Bayésien à 95%

Entre 2007 et 2019, les loups de l'Alto Minho se sont rétablis et ont recolonisé des zones précédemment occupées (Nakamura et al., 2021), avec deux à sept meutes détectées chaque année. L'IPM a estimé un **taux de croissance** global de 1,04 (IC à 95% : 1,03-1,05), similaire aux valeurs rapportées pour les populations de loups **stables** en Europe ou en phase initiale d'expansion (par exemple, 1,04, Marucco et al., 2009 ; 1,02, Nowak et al., 2008), mais bien inférieur aux taux de croissance observés aux fronts d'expansion évidents des populations de loups dans des paysages dominés par l'homme (1,36, Fechter et Storch, 2014 ; 1,27, Marescot et al., 2011). Il convient de noter que le taux de croissance obtenu ici en utilisant uniquement des données de terrain et moléculaires était plus élevé (1,17) et correspondait étroitement aux estimations précédentes de 2007 à 2016 (1,16 ; Nakamura et al., 2021). **Les différences observées entre les recensements initiaux de la population et les estimations de l'IPM montrent l'importance de la mise en œuvre de tels modèles.**

Les estimations de la taille de la population et du taux de croissance obtenues par l'IPM sont probablement plus robustes et précises que les premières, car il intègre plusieurs ensembles de données dans les sous-modèles et prend en compte les probabilités de détection ainsi que plusieurs paramètres démographiques. De telles différences, en particulier concernant les taux de croissance de la population, peuvent avoir de fortes implications lorsqu'il s'agit de mettre en œuvre des mesures de conservation et de gestion.

Tableau 2. Estimations médianes annuelles moyennes (moyenne + écart-type ; intervalle) de la taille de la population, du taux de croissance et du nombre d'adultes et de petits pour la période de prévision (2020-2029) en conservant

(modèle de contrôle) ou en faisant varier chaque variable une à la fois : augmentation (+20%, +10%) ou diminution (-20%, -10%) des taux de fécondité (F), de survie des adultes (Sad) ou de survie des petits (Spup). Probabilité d'extinction (taille de la population = 0) et de quasi-extinction (avec un seuil de taille de population de 5 loups) d'ici 2029

Model	F (n pups per female breeder)	Sad (%)		Spup (%)	Population size	Growth rate	N adult	N pup	Extinction (%)	Quasi-extinction (%)
		Real	Apparent							
+20% F	4.9	72	63	54	114.2 ± 49.1 (55-201)	1.14 ± 0.01 (1.13-1.17)	61.6 ± 26.3 (30-108)	49.5 ± 21.0 (24-87)	0.05	0.35
+10% F	4.3	72	63	54	81.3 ± 22.7 (52-119)	1.08 ± 0.01 (1.08-1.11)	46.7 ± 12.8 (30-68)	32.6 ± 9.0 (21-48)	0.08	0.62
+20% Sad	3.8	86	75	54	140.9 ± 72.9 (57-274)	1.18 ± 0.01 (1.18-1.21)	85 ± 43.5 (35-165)	52.5 ± 27.2 (21-102)	0.00	0.02
+10% Sad	3.8	79	69	54	92.4 ± 31.2 (53-146)	1.11 ± 0.01 (1.1-1.13)	55.9 ± 18.8 (32-88)	34.5 ± 11.4 (20-54)	0.02	0.16
+20% Spup	3.2	72	63	65	61.3 ± 8.7 (49-75)	1.04 ± 0.00 (1.04-1.04)	39.4 ± 5.5 (32-48)	20.3 ± 3.0 (16-25)	0.12	1.10
+10% Spup	3.5	72	63	60	61.3 ± 8.7 (49-75)	1.04 ± 0.00 (1.03-1.05)	38.4 ± 5.5 (31-47)	21.5 ± 3.0 (17-26)	0.13	1.18
Control	4.0	72	63	54	60.7 ± 8.4 (49-74)	1.04 ± 0.00 (1.03-1.05)	36.9 ± 5.1 (30-45)	22.5 ± 3.0 (18-27)	0.15	1.25
-10% Spup	4.2	72	63	49	60.4 ± 8.1 (49-73)	1.04 ± 0.01 (1.03-1.06)	35.3 ± 4.7 (29-43)	23.6 ± 3.2 (19-29)	0.18	1.29
-10% Spup	4.6	72	63	43	59.4 ± 7.5 (49-71)	1.04 ± 0.01 (1.03-1.06)	33.4 ± 4.1 (28-40)	24.6 ± 2.9 (21-29)	0.21	1.43
-10% Sad	3.8	65	56	54	40 ± 3.5 (35-45)	0.97 ± 0.00 (0.96-0.98)	24.4 ± 2.2 (21-28)	14.7 ± 1.3 (13-17)	1.17	6.69
-20% Sad	3.8	57	50	54	27.3 ± 8.7 (16-42)	0.89 ± 0.00 (0.89-0.89)	16.6 ± 5.4 (10-26)	10.0 ± 3.5 (6-16)	6.01	22.15
-10% F	3.3	72	63	54	47.3 ± 0.5 (47-48)	1.00 ± 0.00 (1-1)	30.0 ± 0.0 (30-30)	16.0 ± 0.0 (16-16)	0.27	2.37
-20% F	2.9	72	63	54	38.2 ± 4.3 (32-45)	0.96 ± 0.00 (0.96-0.97)	25.5 ± 3.03 (21-30)	11.8 ± 1.3 (10-14)	0.50	4.54

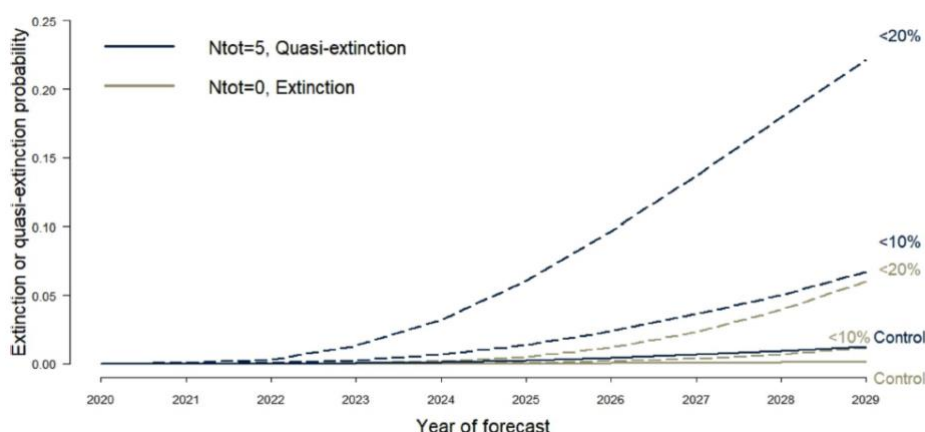


Fig. 5. Probabilité cumulative d'extinction ($N_{tot} = 0$ individu, lignes grises) et de quasi-extinction (seuil de $N_{tot} = 5$ individus, lignes bleues) pour les loups de l'Alto Minho sur une période de 10 ans pour la période de prévision (2020-2029). Probabilités obtenues pour le modèle de référence (c'est-à-dire un taux de survie des adultes de 72% ; lignes pleines) et pour les modèles avec une diminution de la survie des adultes de 20% et 10% (lignes pointillées). (Pour l'interprétation des références aux couleurs dans cette légende, le lecteur est invité à consulter la version en ligne de cet article.)

Nous avons observé certaines **fluctuations** de la taille de la population au fil du temps, bien que celles-ci semblent **moins** marquées qu'on ne le pensait auparavant (Nakamura et al., 2021). Ces **fluctuations** peuvent être liées aux variations annuelles observées dans les taux de survie des adultes et le nombre de meutes reproductrices et de petits. La variation annuelle du nombre de petits était plus prononcée que celle du nombre d'adultes, ce qui pourrait suggérer un mécanisme de compensation démographique lorsque la reproduction est moins fructueuse. Un autre mécanisme de compensation connu chez les populations de loups est le faible taux de dispersion des adultes dû à une faible compétition sociale ou intraspécifique (Ballard et al., 1987 ; Sells et al., 2022a) ou à de faibles taux de mortalité. Les caractéristiques particulières des loups dans certaines régions de la péninsule Ibérique, telles que la forte disponibilité alimentaire sous forme d'élevages extensifs comme dans notre zone d'étude (Álvares et al., 2015), peuvent réduire la compétition intraspécifique et, par conséquent,

diminuer le besoin d'émigrer, ce qui explique probablement en partie la structure génétique cryptique observée par Silva et al. (2018).

Afin de simplifier le modèle IPM, le modèle de population a supposé une population géographiquement fermée. **Cependant**, l'intégration d'un modèle CR à **plusieurs états** a permis d'estimer les **taux de fidélité** afin d'évaluer plus précisément le taux de survie apparent (0,63). Cette valeur était inférieure à celle observée dans des études menées en France (0,84, Marescot et al., 2012) et en Italie (0,66-0,75, Caniglia et al., 2012). Ce taux de survie plus faible observé dans l'Alto Minho pourrait être lié à des niveaux élevés de mortalité anthropique (par exemple, des abattages en représailles liés à des niveaux élevés de prédation sur le bétail, puisque les loups se nourrissent principalement de bétail en pâturage extensif dans cette région, qui représente plus de 70% de leur régime alimentaire ; Álvares et al., 2015). Bien que certaines des premières captures dans notre modèle CR puissent inclure des louveteaux – qui ont généralement un taux de survie inférieur à celui des adultes (Marucco et al., 2009) –, les tests d'adéquation n'ont pas révélé de problème d'ajustement. Il est donc peu probable que la survie apparente des adultes soit sous-estimée. Comme nous n'avons pas pu distinguer les jeunes des adultes à partir d'échantillons non invasifs pour la première année de capture, il n'a pas été possible de procéder à un modèle CR tenant compte de l'hétérogénéité individuelle en fonction de l'âge. Une telle différenciation permettrait de distinguer une partie des individus fortement ou faiblement détectables (Cubaynes et al., 2010). **Cependant**, en incluant une distribution a priori pour le taux de survie des jeunes, nous avons pu estimer un taux de survie moyen des jeunes pour cette population (0,53). **Des études antérieures montrent que les populations de loups déclinent lorsque le taux de survie est inférieur à 0,65 ou 0,68** (Chapron et al., 2003 ; Fuller, 1989 ; Marescot et al., 2012). **Ainsi**, d'après les estimations du taux de survie des adultes (0,72) et de la tendance de croissance positive (1,04), notre estimation du taux de survie apparent des adultes (0,63) pourrait être légèrement sous-estimée, peut-être en raison d'une sous-estimation du taux de fidélité, bien que, comme mentionné précédemment, les tests d'adéquation n'aient pas révélé de problème d'ajustement. Pour mieux comprendre comment le taux de croissance est influencé par d'autres mécanismes de **compensation**, des études supplémentaires avec une analyse plus détaillée sont nécessaires, telles que des modèles de CR structurés par âge.

Les variations du **taux de survie des petits** et de la **fécondité** ont eu un certain effet sur les projections démographiques. **Cependant, les taux de croissance sont plus fortement influencés par les variations de la survie des adultes que par celles de la survie des petits ou de la fécondité.** Bien que l'influence de la survie des louveteaux sur le taux de croissance doive être interprétée avec prudence, car ce paramètre n'a pas été estimé dans le modèle CR en raison de limitations des données, l'IPM a permis de déduire la sensibilité du risque d'extinction aux variations de la survie des adultes ou des louveteaux. En augmentant la survie des adultes de 10% pendant la période de prévision, la population augmenterait de manière durable avec un taux de croissance de 1,11, bien que cela n'affecterait pas de manière significative le risque d'extinction des loups dans la zone d'étude. **Néanmoins**, cela pourrait augmenter le nombre de loups dispersés et le nombre de meutes dans les environs et contribuer potentiellement à la recolonisation de nouvelles zones. Cependant, dans un scénario où le taux de survie des adultes diminue de 10% (c'est-à-dire $Sad = 0,65$) entre 2020 et 2029, la population décline à un taux de 0,97. Dans un scénario plus extrême de baisse de 20% de la survie des adultes (c'est-à-dire $Sad = 0,57$), le taux de croissance diminue à 0,89,

avec un risque de 22% que la population ne compte plus que cinq individus d'ici 2029. Malgré les faibles probabilités de quasi-extinction dans de tels scénarios, ces résultats soulignent qu'une baisse de la survie des adultes peut avoir un impact significatif sur cette population en peu de temps. **En effet**, bien que les loups de l'Alto Minho soient en augmentation depuis 2007, le nombre d'individus a connu un déclin marqué entre 1996 et 2007, peut-être lié à des niveaux élevés de persécution des loups et à une diminution de la connectivité des habitats (Nakamura et al., 2021). Notre étude montre l'importance d'assurer des taux de survie élevés chez les adultes pour garantir la persistance des loups dans des paysages dominés par l'homme, car de tels déclin peuvent se produire même en cas de faibles augmentations de la mortalité des adultes.

Des **taux de survie** inférieurs à celui obtenu dans notre étude (0,63) ont été observés en Amérique du Nord, où les stratégies de gestion et de conservation sont très différentes de celles du Portugal. Aux États-Unis, Ballard et al. (1997) ont estimé un taux de survie de 0,55 et un taux de croissance de 0,88, la chasse étant la principale cause de mortalité. Au Canada, Hebblewhite et Whittington (2020) ont estimé un taux de survie de 0,44 pour les individus vivant aux abords d'une aire protégée, contre un taux de survie de 0,84 à l'intérieur de l'aire protégée. Ces études montrent l'impact que la chasse peut avoir sur les populations de loups et le rôle des zones protégées en Amérique du Nord. Au Portugal, bien que la chasse ne soit pas autorisée et qu'il soit encore difficile de déterminer dans quelle mesure les zones protégées influencent le succès des loups, notre IPM montre que la baisse de la survie des loups dans l'Alto Minho, due par exemple à l'augmentation du braconnage, en plus des causes de mortalité naturelle, entraînerait un taux de croissance négatif que la population ne pourrait pas soutenir à long terme.

La variation temporelle des taux de survie entre 2007 et 2019 résulte probablement d'une combinaison de mortalité naturelle et anthropique. **Une cause naturelle pourrait être la prévalence de la gale sarcoptique, une maladie infectieuse et contagieuse causée par l'acarien *Sarcoptes scabiei*** (Bornstein et al., 2001). Bien qu'il ait été suggéré que cette maladie ait un effet démographique limité sur les populations de loups (Oleaga et al., 2011), des cas de mortalité chez les loups dus à la gale sarcoptique ont été occasionnellement enregistrés dans la péninsule ibérique (Domínguez et al., 2008). Dans l'Alto Minho, plusieurs loups ont été observés présentant des lésions cutanées compatibles avec la gale sarcoptique, et des pics de séroprévalence ainsi que de prévalence prédite non invasive de cette maladie ont été détectés entre 2006 et 2009 (Rousseau et al., 2021), ce qui coïncide avec les années où les taux de survie estimés des adultes étaient les plus bas. **De plus**, la concomitance et les interactions entre le virus de la maladie de Carré (Müller et al., 2011) et l'acarien responsable de la gale sarcoptique (Oleaga et al., 2015) peuvent rendre les individus plus vulnérables. **Néanmoins**, les conflits avec les populations humaines dus à la fréquence élevée des attaques de loups sur le bétail (Pimenta et al., 2018) suggèrent qu'une part importante de la mortalité des loups pourrait également être liée à des causes anthropiques (Campos, 2018). **En effet, le braconnage a causé la mort de 47% des loups équipés d'un collier GPS suivis dans la zone d'étude entre 2007 et 2017** (Rio-Maior et al., 2018). Afin de mieux comprendre les causes de la mortalité des loups et de favoriser le développement d'études pour la conservation des loups, l'Institut pour la conservation de la nature et des forêts (ICNF) au Portugal a mis en place le « Système de surveillance des loups morts » depuis 1999, dans le cadre duquel toutes les carcasses de loups sont enregistrées dans une base de données nationale et des

échantillons sont prélevés à des fins multiples (Barroso et Pimenta, 2008). **Cependant**, la plupart des loups morts sont détectés de manière opportuniste et ne reflètent pas le taux réel des causes de mortalité, ce qui entraîne un biais vers les causes de mortalité plus facilement détectables (par exemple, les collisions routières 0,35), avec une sous-détection du braconnage (abattus par balle 0,20, pris au piège 0,12 ou empoisonnés 0,03) ou des causes naturelles (par exemple, maladies infectieuses 0,06) (Álvares et al., 2015). **Par conséquent**, le braconnage pourrait être le principal facteur limitant pour les loups dans cette zone et dans d'autres régions de l'aire de répartition de la population de loups du nord-ouest de la péninsule Ibérique.

Nous avons estimé que seuls 13% des loups émigrent hors de la zone d'étude. Cette fidélité estimée remarquablement élevée expliquerait en partie la structure génétique cryptique observée dans la population de loups du nord-ouest de la péninsule Ibérique (Silva et al., 2018). **Auparavant**, on avait estimé une très faible proportion d'individus en dispersion parmi les groupes génétiques de cette population (4% ; Silva et al., 2018) et même parmi les meutes au sein d'un même groupe génétique (11% ; Nakamura et al., 2021). Les loups de l'Alto Minho ont une dispersion tardive et ont tendance à adopter un comportement philopatric (Pacheco et al., 2024), ce qui contribue probablement au faible taux d'émigration.

Le **faible** taux de dispersion observé a également été associé à une **fragmentation** accrue du paysage et à un risque de mortalité lié à l'activité humaine chez les loups (Rio-Maior et al., 2019 ; Sells et al., 2022a), ce qui peut, à son tour, réduire la taille des meutes et la concurrence pour les ressources au sein des populations établies (Treves et al., 2017 ; Webb et al., 2011). Comme la nourriture n'est pas un facteur limitant, comme mentionné ci-dessus, la concurrence devrait être moindre, ce qui pourrait retarder l'âge de dispersion (Ballard et al., 1987 ; Sells et al., 2022a). **De plus, la mortalité des membres de la meute peut augmenter le recrutement de nouveaux membres pour pourvoir les postes vacants** (en fonction également du statut de l'individu perdu ; Brainerd et al., 2008 ; Cassidy et al., 2023), réduisant ainsi la nécessité d'éviter la consanguinité et la dispersion, puisque des opportunités de reproduction se présentent au sein de la meute (Ausband et al., 2017b ; Pacheco et al., 2024 ; Packard, 2003).

La **taille moyenne des portées** obtenue par observations directes (3,9) était similaire aux estimations dans d'autres zones de la population de loups du nord-ouest de la péninsule Ibérique (4,0, Fernández-Gilet et al., 2020), bien que plus faible par rapport à d'autres zones, telles que les monts Cantabriques (5,15, Llana et al., 2023). **Cependant**, le nombre de petits détectés dans les meutes peut être très variable en fonction de l'effort ou de la difficulté d'observation au sein des meutes (par exemple, Barrientos, 2000). Par exemple, Barrientos (2000) a observé 4,7 petits par meute, et Fernández-Gil et al. (2020) ont observé 4,0 petits par meute dans la même zone d'étude. Des études supplémentaires sont nécessaires pour évaluer les différences de fécondité et de survie des petits au sein de la population de loups à travers la péninsule Ibérique ; bien que nous ne puissions exclure l'influence de différentes approches méthodologiques sur ces chiffres (par exemple, Palacios et al., 2017 ; voir également Llana et al., 2023), comme le montre notre zone d'étude (3,9 et 3,4 petits détectés par observation directe et par toutes les méthodes de terrain, respectivement, dans ce travail ; et $3,7 \pm 1,8$ petits déduits d'une analyse généalogique ; Pacheco et al., 2024).

La fécondité pourrait varier en fonction de l'âge des femelles reproductrices (Ferrerias-Colino et al., 2021 ; Mech et al., 2016 ; Stahler et al., 2013) et de la disponibilité alimentaire (Boertje et Stephenson, 1992). Nos estimations de la fécondité (3,9) pourraient également être influencées par la faible survie des petits au cours des premiers mois, qui peut être affectée, par exemple, par des maladies telles que le parvovirus canin, et par le renouvellement des reproductrices (Ausband et al., 2017a ; Brainerd et al., 2008 ; Stahler et al., 2013). **En effet**, la fécondité moyenne estimée des femelles reproductrices en Ibérie, basée sur le comptage des fœtus et des cicatrices placentaires (5,5-6,0 ; Ferreras-Colino et al., 2021), était supérieure à la fécondité estimée dans notre étude. **De plus**, les loups de l'Alto Minho ont montré une diversité génétique plus faible (Silva et al., 2018) et un renouvellement fréquent des reproducteurs (Pacheco et al., 2024), ce qui pourrait affecter le succès reproductif des meutes. **De plus**, dans les zones où la population tolère moins la présence des loups, les louveteaux pourraient être plus exposés au risque d'être tués ou braconnés que les adultes, en particulier lorsque les terriers sont situés dans des zones plus accessibles aux humains et soumises à une perturbation plus importante (Sazatornil et al., 2016). Des études supplémentaires sont nécessaires pour étudier la survie des louveteaux et comprendre les différentes causes de mortalité affectant cette cohorte (par exemple, Ballard et al., 1987 ; Fritts et al., 1981). **Enfin**, de futures études tenant compte de l'hétérogénéité individuelle, telle que le statut reproductif, le sexe ou les différences intrinsèques de détection entre les méthodes, amélioreraient probablement l'estimation des paramètres démographiques. Dans notre étude, nous ne disposons pas d'informations sur les loups équipés d'un collier GPS pour inclure les différences entre les probabilités de détection des individus par des méthodes moléculaires non invasives et celles des loups équipés d'un collier GPS.

4. 1. Implications pour la conservation et la gestion

Actuellement, les populations de loups semblent avoir stagné dans plusieurs régions d'Espagne (est de Castille-et-León, Pays basque et nord de Castille-La Manche) et l'aire de répartition du loup continue de diminuer au Portugal (Blanco et Cortés, 2009 ; Di Bernardi et al., 2025 ; López-Bao et al., 2018 ; Nores et López-Bao, 2022 ; Pimenta et al., 2023), ce qui pourrait être une conséquence des niveaux élevés de braconnage associés aux attaques contre le bétail. **De plus**, les changements législatifs concernant l'indemnisation des dommages pourraient également avoir un impact sur la survie des loups. Jusqu'en 2017, le gouvernement Portugais indemnisait intégralement les dommages causés par les loups au bétail lorsque des mesures de protection étaient mises en place (à savoir, des clôtures ou la garde du bétail). **Cependant**, après 2018, l'indemnisation a été limitée à 15 attaques annuelles par éleveur et au paiement de 100% de la valeur des animaux uniquement pour les trois premiers animaux déclarés, avec un pourcentage décroissant jusqu'à 50% pour la 15^{ème} attaque (conformément à la législation Portugaise, décret-loi n° 54/2016). **Ce changement** a réduit le nombre d'attaques déclarées, en particulier chez les agriculteurs chroniquement touchés, ce qui, associé aux procédures bureaucratiques et aux retards dans le versement des indemnités, a probablement **diminué la tolérance** envers les loups et accru les abattages en représailles. **En effet**, nous avons observé une baisse de la survie des adultes entre 2018 et 2019, qui coïncide avec les deux premières années suivant les modifications législatives ayant réduit les montants d'indemnisation pour les dommages causés au bétail. Bien que les implications de ces changements ne se reflètent dans les paramètres démographiques qu'à plus long terme, nous ne pouvons exclure la possibilité d'un impact immédiat sur la population de loups. À

ce titre, un suivi des régimes d'indemnisation adoptés au Portugal et dans d'autres zones dominées par l'homme où les dommages au bétail sont fréquents est nécessaire de toute urgence afin d'évaluer l'impact des politiques mises en œuvre sur la conservation des loups et de s'adapter en conséquence.

Dans les environnements fragmentés et dominés par l'homme, la survie n'est pas seulement un facteur limitant pour la croissance des populations, mais elle restreint également la dispersion et la connectivité entre les sous-populations (Cooley et al., 2009). **Ainsi**, l'estimation et la compréhension de la variabilité spatiale de la survie et de la dispersion sont cruciales pour évaluer la viabilité et la connectivité des populations de loups (par exemple, Milleret et al., 2025). **La proportion d'émigration aboutissant à une dispersion réussie (c'est-à-dire à une implantation dans d'autres zones) reste à évaluer dans les paysages dominés par l'homme.** En estimant les taux d'émigration et d'immigration entre différentes zones, les mesures de conservation et de gestion des loups pourraient être concentrées sur les zones présentant une connectivité plus faible.

Des études sur la démographie des loups, et en particulier sur les taux de survie des adultes – un facteur limitant clé pour les loups – dans d'autres zones d'Europe dominées par l'homme sont nécessaires pour détecter les variations démographiques dans l'espace, en particulier dans les zones sujettes aux conflits, où les loups dépendent du bétail, sur les fronts d'expansion, et là où les loups semblent plus fragiles et vulnérables, comme dans les petites populations de loups isolées.

Déclaration de contribution des auteurs CRediT

Mónia Nakamura : Conceptualisation, Curation des données, Analyse formelle, Obtention de financement, Recherche, Méthodologie, Visualisation, Rédaction – version originale, Rédaction – révision et édition. **Pedro Monterroso** : Conceptualisation, Analyse formelle, Obtention de financement, Méthodologie, Supervision, Rédaction – révision et édition. **Helena Rio-Maior** : conceptualisation, gestion des données, recherche de financement, recherche, méthodologie, administration du projet, supervision, rédaction – révision et édition. **Raquel Godinho** : conceptualisation, gestion des données, analyse formelle, recherche de financement, recherche, méthodologie, rédaction – révision et édition. **Francisco Álvares** : recherche de financement, méthodologie, administration du projet, supervision, rédaction – révision et édition. **José Vicente López-Bao** : conceptualisation, analyse formelle, recherche de financement, recherche, méthodologie, supervision, rédaction - révision et édition. **Olivier Gimenez** : conceptualisation, analyse formelle, recherche de financement, méthodologie, supervision, rédaction - révision et édition.

References

- Abadi, F., Barbraud, C., Gimenez, O., 2017. Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. *Glob. Chang. Biol.* 23, 1353–1359. <https://doi.org/10.1111/gcb.13538>.
- Adams, J.R., Vucetich, L.M., Hedrick, P.W., Peterson, R.O., Vucetich, J.A., 2011. Genomic sweep and potential genetic rescue during limiting environmental conditions in an isolated wolf population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 3336–3344. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0261>.
- Álvares, F., Barroso, I., Costa, G.F. da, Espírito-Santo, C., Fonseca, C., Godinho, R., Nakamura, M., Petrucci-Fonseca, F., Pimenta, V., Rio-Maior, H., Santos, N., Torres, R.T., 2015. Situação de referência para o Plano de Ação para a Conservação do Lobo-ibérico em Portugal. Lisbon, Portugal.
- Arnold, T.W., Clark, R.G., Koons, D.N., Schaub, M., 2018. Integrated population models facilitate ecological understanding and improved management decisions. *J. Wildl. Manag.* 82, 266–274. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21404>.
- Ausband, D.E., Mitchell, M.S., Stansbury, C.R., Stenglein, J.L., Waits, L.P., 2017a. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20170580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0580>.
- Ausband, D.E., Mitchell, M.S., Waits, L.P., 2017b. Effects of breeder turnover and harvest on group composition and recruitment in a social carnivore. *J. Anim. Ecol.* 86, 1094–1101. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12707>.
- Ballard, W.B., Whitman, J.S., Gardner, C., L., 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* 98, 3–54.
- Ballard, W.B., Ayres, L.A., Krausman, P.R., Reed, D.J., Fancy, S.G., 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory Caribou Herd in Northwest Alaska. *J. Wildl. Manag.* 61, 1–47. <https://doi.org/10.2307/3830776>.
- Barrientos, L.M., 2000. Tamaño y composición de diferentes grupos de lobos en castilla y león. *Galemys* 12, 249–256.
- Barroso, I., Pimenta, V., 2008. Sistema de Monitorização de Lobos Mortos: Relatório de Actividades 1999–2006. ICNF, Lisboa.
- Benson, J.F., Dougherty, K.D., Beier, P., Boyce, W.M., Cristescu, B., Gammons, D.J., Garcelon, D.K., Higley, J.M., Martins, Q.E., Nisi, A.C., Riley, S.P.D., Sikich, J.A., Stephenson, T.R., Vickers, T.W., Wengert, G.M., Wilmers, C.C., Wittmer, H.U., Dellinger, J.A., 2023. The ecology of human-caused mortality for a protected large carnivore. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 120, 2017. <https://doi.org/10.1073/pnas.2220030120>.
- Besbeas, A.P., Freeman, S.N., Morgan, B.J.T., Catchpole, E.A., Besbeas, P., 2010. Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Society* 58, 540–547. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2002.00540.x>.
- Bischof, R., Milleret, C., Dupont, P., Chipperfield, J., Tourani, M., Ordiz, A., de Valpine, P., Turek, D., Royle, J.A., Gimenez, O., Flagstad, Ø., Åkesson, M., Svensson, L., Brøseth, H., Kindberg, J., 2020. Estimating and forecasting spatial population dynamics of apex predators using transnational genetic monitoring. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 30531–30538. <https://doi.org/10.1073/pnas.2011383117>.
- Blanco, J.C., Cortés, Y., 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *J. Zool.* 273, 114–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00305.x>.
- Blanco, J.C., Cortés, Y., 2009. Ecological and social constraints of wolf recovery in Spain. In: Musiani, M., Boitani, L., Paquet, P.C. (Eds.), *A New Era for Wolves and People: Wolf Recovery, Human Attitudes, and Policy*. University of Calgary Press, Calgary, pp. 41–66.
- Bled, F., Belant, J.L., Van Daele, L.J., Svoboda, N., Gustine, D., Hilderbrand, G., Barnes, V.G., 2017. Using multiple data types and integrated population models to improve our knowledge of apex predator population dynamics. *Ecol. Evol.* 7, 9531–9543. <https://doi.org/10.1002/ece3.3469>.
- Boertje, R.D., Stephenson, R.O., 1992. Effects of ungulate availability on wolf reproductive potential in Alaska. *Can. J. Zool.* 70, 2441–2443. <https://doi.org/10.1139/z92-328>.
- Boitani, L., Kaczensky, P., Álvares, F., Andrén, H., Balys, V., Blanco, J.C., Chapron, G., Chiriac, S., Girovic, D., Drouet-Houguet, N., Groff, C., Huber, D., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Kojola, I., Krofel, M., Kutal, M., Linnell, J., Majic, A., Mannil, P., Marucco, F., Melovski, D., Mengülluğlu, D., Mergeay, J., Nowak, S., Ozolins, J., Perovic, A., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Salvatori, V., Sanaja, B., Schley, L., Shkvyria, M., Sunde, P., Tirronen, K., Trajce, A., Trbojevic, I., Trouwborst, A., Arx, M. von, Wolf, M., Zlatanova, D., Patkó, L., 2022. Assessment of the Conservation Status of the Wolf (*Canis lupus*) in Europe.
- Bornstein, S., Mörner, T., Samuel, W.M., 2001. Sarcopes scabiei and Sarcoptic Mange. In: *Parasitic Diseases of Wild Mammals*. Wiley, pp. 107–119. <https://doi.org/10.1002/9780470377000.ch5>.
- Brainerd, S.M., Andrén, H., Bangs, E.E., Bradley, E.H., Fontaine, J.A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M.D., Jozwiak, E.A., Liberg, O., others, 2008. The effects of breeder loss on wolves. *J. Wildl. Manag.* 72, 89–96. <https://doi.org/10.2193/2006-305>.
- Campos, R., 2018. Survival and Population Dynamics of the Iberian Wolf in Portugal. MSc Thesis. Universidade do Porto.
- Caniglia, R., Fabbri, E., Cubaynes, S., Gimenez, O., Lebreton, J.-D.D., Randi, E., 2012. An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture-recapture mixture models. *Conserv. Genet.* 13, 53–64. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0266-1>.
- Carter, N.H., Linnell, J.D.C., 2016. Co-adaptation is key to coexisting with large carnivores. *Trends Ecol. Evol.* 31, 575–578. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.006>.
- 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.,

- Smith, D.W., 2023. Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. *Front. Ecol. Environ.* <https://doi.org/10.1002/fee.2597>.
- Caswell, H., 2019. *Sensitivity Analysis: Matrix Methods in Demography and Ecology*. Springer Nature.
- Chapron, G., López-Bao, J.V., 2020. The place of nature in conservation conflicts. *Conserv. Biol.* 34, 795–802. <https://doi.org/10.1111/cobi.13485>.
- Chapron, G., Legendre, S., Ferrière, R., Globet, J., Haight, R.G., 2003. Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *C. R. Biol.* 326, 575–587. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00148-3](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00148-3).
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andren, H., López-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balciuskas, L., Baly, V., Bed, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Broseth, H., Buřka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutzov, A., Engleder, T., Fuxjager, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremi, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojola, I., Kos, I., Krolf, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Maji, A., Mannil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzani, Y., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Paunovi, M., Persson, J., Poto nik, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbín, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., Szemethy, L., Trajce, A., Tšingarska-Sedečheva, E., Va a, M., Veevoja, R., Wabakken, P., Wolf, M., Wolf, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* (80-.). 346, 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>.
- Cooley, H.S., Wielgus, R.B., Koehler, G.M., Robinson, H.S., Maletzke, B.T., 2009. Does hunting regulate cougar populations? A test of the compensatory mortality hypothesis. *Ecology* 90, 2913–2921. <https://doi.org/10.1890/08-1805.1>.
- Cubaynes, S., Pradel, R., Choquet, R., Duchamp, C., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., Marboutin, E., Miquel, C., Reboulet, A.-M., Poillot, C., Taberlet, P., Gimenez, O., 2010. Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the case of french wolves. *Conserv. Biol.* 24, 621–626. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01431.x>.
- Dennehy, E., Llanaea, L., López-Bao, J.V., 2021. Contrasting wolf responses to different paved roads and traffic volume levels. *Biodivers. Conserv.* 30, 3133–3150. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02239-y>.
- Di Bernardi, C., Chapron, G., Kaczensky, P., Álvares, F., Andrén, H., Baly, V., Blanco, J. C., Chiriac, S., Duško, C., 2025. Continuing Recovery of Wolves in Europe, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pstr.0000158>.
- Domínguez, G., Espí, A., Prieto, J.M., Torre, J.A.De, 2008. Sarcocystic mange in Iberian wolves (*Canis lupus signatus*) in northern Spain. *Vet. Rec.* 162 (23), 754–755. <https://doi.org/10.1136/vr.162.23.754>.
- Fechter, D., Storch, I., 2014. How many wolves (*Canis lupus*) fit into Germany? The role of assumptions in predictive rule-based habitat models for habitat generalists. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101796>.
- Fernández-Gil, A., Quevedo, M., Barrientos, L.M., Nuño, A., Naves, J., de Gabriel, M., Ortiz, A., Revilla, E., 2020. Pack size in humanized landscapes: the Iberian wolf population. *Wildl. Biol.* 2020. <https://doi.org/10.2961/wlb.00594>.
- Ferreras-Colino, E., García-Garrigós, A., Gortázar, C., Llanaea, L., 2021. Wolf (*Canis lupus*) litter size in Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* 67, 31. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01473-7>.
- Fritts, S.H., Mech, L.D., Roberts, K., 1961. Dynamics, movements and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 00, 3–79.
- Fuller, T.K., 1989. *Population dynamics of wolves in north-central Minnesota*. *Wildl. Monogr.* 105, 1–41.
- Hebblewhite, M., Whittington, J., 2020. Wolves without borders: transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades. *Glob. Ecol. Conserv.* 24, e01293. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01293>.
- Heppell, S.S., Caswell, H., Crowder, L.B., 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81, 654–665. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0654:LHAEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0654:LHAEP]2.0.CO;2).
- Horne, J.S., Ausband, D.E., Hurley, M.A., Struthers, J., Berg, J.E., Groth, K., 2019. Integrated population model to improve knowledge and management of Idaho wolves. *J. Wildl. Manag.* 83, 32–42. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21554>.
- INE, Instituto Nacional de Estatística - Statistics Portugal. <http://www.ine.pt/>. Instituto Nacional de Estatística - Statistics Portugal.
- Kaczensky, P., 2018. IUCN Red List Mapping for the regional assessment of the Wolf (*Canis lupus*) in Europe.
- Lamb, C.T., Ford, A.T., McLellan, B.N., Proctor, M.F., Mowat, G., Ciarniello, L., Nielsen, S.E., Boutin, S., 2020. The ecology of human-carnivore coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 117, 17876–17883. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922097117>.
- Lebreton, J.D., Almeras, T., Pradel, R., 1999. Competing events, mixtures of information and multistratum recapture models. *Bird Study* 46, S39–S46. <https://doi.org/10.1080/0006365990947230>.
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T., Sand, H.H., Thompson Hobbs, N., Sand, H.H., 2012. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proc. R. Soc. B-Biological Sci.* 279, 910–915. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1275>.
- Liberg, O., Suutarinen, J., Åkesson, M., Andrén, H., Wabakken, P., Wikenros, C., Sand, H., 2020. Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population size and negatively to legal culling. *Biol. Conserv.* 243, 108456. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108456>.
- Llanaea, L., Sazatornil, V., García, E.J., Palacios, V., López-Bao, J.V., 2023. Minimum average pack size in Iberian wolves. *Eur. J. Wildl. Res.* 69, 1–6. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01695-x>.
- Lobo, D., Morales, H.E., Oosterhout, C. Van, López-bao, J.V., Silva, P., Llanaea, L., Pacheco, C., Castro, D., Hernández-alonso, G., Pacheco, G., Archer, J., Gilbert, M.T. P., Ferrand, N., Godinho, R., 2025. Ancient dog introgression into the Iberian wolf genome may have facilitated adaptation to human-dominated landscapes, pp. 432–445. <https://doi.org/10.1101/gr.279093.124.Freely>.
- López-Bao, J.V., Fleurke, F., Chapron, G., Trouwborst, A., 2018. Legal obligations regarding populations on the verge of extinction in Europe: conservation, Restoration, Recolonization. *Reintroduction. Biol. Conserv.* 227, 319–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.027>.
- López-Bao, J.V., Aronsson, M., Linnell, J.D.C., Odden, J., Persson, J., Andrén, H., 2019. Eurasian lynx fitness shows little variation across Scandinavian human-dominated landscapes. *Sci. Rep.* 9, 8903. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45569-2>.
- Lute, M.L., Carter, N.H., López-Bao, J.V., Linnell, J.D.C., 2018. Conservation professionals agree on challenges to coexisting with large carnivores but not on solutions. *Biol. Conserv.* 218, 223–232. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.035>.
- Marescot, L., Pradel, R., Duchamp, C., Cubaynes, S., Marboutin, E., Choquet, R., Miquel, C., Gimenez, O., 2011. Capture-recapture population growth rate as a robust tool against detection heterogeneity for population management. *Ecol. Appl.* 21, 2898–2907. <https://doi.org/10.1890/10.1890/10-2321.1>.
- Marescot, L., Gimenez, O., Duchamp, C., Marboutin, E., Chapron, G., 2012. Reducing matrix population models with application to social animal species. *Ecol. Model.* 232, 91–96. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.017>.
- Marucco, F., Pletscher, D.H., Boitani, L., Schwartz, M.K., Pilgrim, K.L., Lebreton, J.-D.D., 2009. Wolf survival and population trend using non-invasive capture-recapture techniques in the Western Alps. *J. Appl. Ecol.* 46, 1003–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01696.x>.
- Marucco, F., Vucetich, L.M., Peterson, R.O., Adams, J.R., Vucetich, J.A., 2012. Evaluating the efficacy of non-invasive genetic methods and estimating wolf survival during a ten-year period. *Conserv. Genet.* 13, 1611–1622. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0412-4>.
- Mech, L.D., Boitani, L., 2003. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press.
- Mech, L.D., Barber-Meyer, S.M., Erb, J., 2016. Wolf (*Canis lupus*) generation time and proportion of current breeding females by age. *PLoS One* 11, 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156682>.
- Milleret, C., 2016. *Spatial ecology of wolves in Scandinavia: from spatio-temporal dynamics of wolf pairs to wolf population dynamics*. PhD Thesis. Hedmark Univ. Appl. Sci.
- Milleret, C., Dupont, P., Dey, S., Brøseth, H., Kindberg, J., Turek, D., De Valpine, P., Åkesson, M., Wabakken, P., Zimmermann, B., Bischof, R., 2025. Map of death: spatially explicit mortality of the grey wolf. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 292. <https://doi.org/10.1098/rspb.2025.0948>.
- Morales-González, A., Ruiz-Villar, H., Quevedo, M., Fernández-Gil, A., Paniw, M., Revilla, E., 2025. Patterns and determinants of mortality in grey wolves (*Canis lupus*). *Mammal Rev.* <https://doi.org/10.1111/mam.70015>.
- Müller, A., Silva, E., Santos, N., Thompson, G., 2011. Domestic Dog Origin of Canine Distemper Virus in Free-ranging Wolves in Portugal as Revealed by Hemagglutinin Gene Characterization. *J. Wildl. Dis.* 47, 725–729. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-47.3.725>.
- Nakamura, M., Rio-Maior, H., Godinho, R., Petrucci-Fonseca, F., Álvares, F., 2021. Source-sink dynamics promote wolf persistence in human-modified landscapes: insights from long-term monitoring. *Biol. Conserv.* 256, 109075. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109075>.
- Nores, C., López-Bao, J.V., 2022. Historical data to inform the legal status of species in Europe: an example with wolves. *Biol. Conserv.* 272. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109639>.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., 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.
- Oleaga, A., Casais, R., Balseiro, A., Espí, A., Llanaea, L., Hartasánchez, A., Gortázar, C., 2011. New techniques for an old disease: sarcocystic mange in the Iberian wolf. *Vet. Parasitol.* 181, 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.04.036>.
- Oleaga, A., Vicente, J., Ferroglio, E., Pegoraro de Macedo, M.R., Casais, R., del Cerro, A., Espí, A., García, E.J., Gortázar, C., 2015. Concomitance and interactions of pathogens in the Iberian wolf (*Canis lupus*). *Res. Vet. Sci.* 101, 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2015.05.010>.
- Pacheco, C., Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F., Godinho, R., 2024. Relatedness-based mate choice and female philopatry: inbreeding trends of wolf packs in a human-dominated landscape. *Heredity* (Edinb.) 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41437-024-00676-3>.
- Packard, J.M., 2003. *Wolf Behavior: Reproductive, Social, and Intelligent*. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolf: Behavior, Ecology and Conservation*, pp. 35–65. Chicago, IL.
- Palacios, V., Font, E., García, E.J., Svensson, L., Llanaea, L., Frank, J., López-Bao, J.V., 2017. Reliability of human estimates of the presence of pups and the number of wolves vocalizing in chorus howls: implications for decision-making processes. *Eur. J. Wildl. Res.* 63, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1115-4>.
- Paquet, M., Knape, J., Arlt, D., Forslund, P., Pärt, T., Flagstad, Ø., Jones, C.G., Nicoll, M. A.C., Norris, K., Pemberton, J.M., Sand, H., Svensson, L., Tatayah, V., Wabakken, P., Wikenros, C., Åkesson, M., Low, M., 2021. Integrated population models poorly estimate the demographic contribution of immigration. *Methods Ecol. Evol.* 12, 1899–1910. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13667>.
- Petracca, L.S., Gardner, B., Maletzke, B.T., Converse, S.J., 2024. Merging integrated population models and individual-based models to project population dynamics of recolonizing species. *Biol. Conserv.* 289, 110340. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110340>.

- Pimenta, V., Barroso, I., Boitani, L., Beja, P., 2018. Risks a la carte: modelling the occurrence and intensity of wolf predation on multiple livestock species. *Biol. Conserv.* 228, 331–342. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.11.008>.
- Pimenta, V., Barroso, I., Álvares, F., Barros, T., Borges, C., Cadete, D., Carneiro, C., Casimiro, J., Ferrão da Costa, G., Ferreira, E., Fonseca, C., Gil, P., Godinho, R., Hipólito, D., José-García, E., Llana, L., Marcos Perez, A., Monzón, A., Nakamura, M., Palacios, V., Paulino, C., Pereira, J., Pereira, A., Petrucci-Fonseca, F., Pinto, S., Rio-Maior, H., Roque, S., Sampaio, M., Serronha, A., Simões, F., Torres, R., 2023. Situação populacional do Lobo em Portugal: resultados do censo nacional de 2019/2021. ICNF, Lisboa, ICNF, Lisboa.
- PORDATA, 2014. Bases de dados Portugal Contemporâneo. <http://www.pordata.pt/Portugal>.
- Reinhardt, I., Kluth, G., Nowak, C., Szentiks, C.A., Krone, O., Ansorge, H., Müller, T., Mueller, T., 2019. Military training areas facilitate the recolonization of wolves in Germany. *Conserv. Lett.* 12. <https://doi.org/10.1111/conl.12635>.
- Rio-Maior, H., Beja, P., Nakamura, M., Álvares, F., 2018. Use of space and homesite attendance by Iberian wolves during the breeding season. *Mamm. Biol.* 92, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.03.014>.
- Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F., Beja, P., 2019. Designing the landscape of coexistence: integrating risk avoidance, habitat selection and functional connectivity to inform large carnivore conservation. *Biol. Conserv.* 235, 178–188. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.021>.
- Rousseau, J., Nakamura, M., Rio-Maior, H., Álvares, F., Choquet, R., Madeira de Carvalho, L., Godinho, R., Santos, N., 2021. Non-invasive molecular survey of sarcoptic mange in wildlife: diagnostic performance in wolf faecal samples evaluated by multi-event capture-recapture models. *Pathogens* 10, 1–15. <https://doi.org/10.3390/pathogens10020243>.
- Sazatornil, V., Rodriguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Álvares, F., Arthur, S., Blanco, J. C., Borg, B.L., Cluff, D., Cortés, Y., García, E.J., Geffen, E., Habib, B., Iliopoulos, Y., Kaboli, M., Krofel, M., Llana, L., Marucco, F., Oakleaf, J.K., Person, D.K., Potočník, H., Ražen, N., Rio-Maior, H., Sand, H., Unger, D., Wabakken, P., López-Bao, J.V., 2016. The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biol. Conserv.* 201, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.022>.
- Schaub, M., Abadi, F., 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *J. Ornithol.* 152, S227–S237. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0632-7>.
- Sells, S.N., Mitchell, M.S., Podruzny, K.M., Ausband, D.E., Emlen, D.J., Gude, J.A., Smucker, T.D., Boyd, D.K., Loonam, K.E., 2022a. Competition, prey, and mortalities influence gray wolf group size. *J. Wildl. Manag.* 86, 1–17. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22193>.
- Sells, S.N., Podruzny, K.M., Nowak, J.J., Smucker, T.D., Parks, T.W., Boyd, D.K., Nelson, A.A., Lance, N.J., Inman, R.M., Gude, J.A., Bassing, S.B., Loonam, K.E., Mitchell, M.S., 2022b. Integrating basic and applied research to estimate carnivore abundance. *Ecol. Appl.* 32. <https://doi.org/10.1002/esp.2714>.
- Silva, P., López-Bao, J.V., Llana, L., Álvares, F., Lopes, S., Blanco, J.C., Cortés, Y., García, E., Palacios, V., Rio-Maior, H., Ferrand, N., Godinho, R., 2018. Cryptic population structure reveals low dispersal in Iberian wolves. *Sci. Rep.* 8, 14108. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32369-3>.
- Stahler, D.R., MacNulty, D.R., Wayne, R.K., VonHoldt, B., Smith, D.W., 2013. The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *J. Anim. Ecol.* 82, 222–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02039.x>.
- Stenglein, J.L., Waits, L.P., Ausband, D.E., Zager, P., Mack, C.M., 2011. Estimating gray wolf pack size and family relationships using noninvasive genetic sampling at rendezvous sites. *J. Mammal.* 92, 784–795. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-200.1>.
- Torres, R.T., Silva, N., Brotas, G., Fonseca, C., 2015. To Eat or Not To Eat? The Diet of the Endangered Iberian Wolf (*Canis lupus signatus*) in a Human-Dominated Landscape in Central Portugal. *PLoS One* 10, e0129379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129379>.
- Treves, A., Langenberg, J.A., López-Bao, J.V., Rabenhorst, M.F., 2017. Gray wolf mortality patterns in Wisconsin from 1979 to 2012. *J. Mammal.* 98, 17–32. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw145>.
- Treves, A., Santiago-Ávila, F.J., Putrevu, K., 2021. Quantifying the effects of delisting wolves after the first state began lethal management. *PeerJ* 9, e11666. <https://doi.org/10.7717/peerj.11666>.
- USFWS, 2023. U.S. Fish and Wildlife Service - Species status assessment for the gray wolf (*Canis lupus*) in the Western United States.
- Webb, N.F., Allen, J.R., Merrill, E.H., 2011. Demography of a harvested population of wolves (*Canis lupus*) in west-central Alberta, Canada. *Can. J. Zool.* 89, 744–752. <https://doi.org/10.1139/z11-043>.