

Régulation naturelle des cervidés le long d'un gradient latitudinal de 1000 km : changement de dominance trophique

Evolutionary Ecology 1996, **10**, 51–62

Natural regulation of cervidae along a 1000 km latitudinal gradient: change in trophic dominance

MICHEL CRÊTE^{1,2*} and MICHELINE MANSEAU^{2,3}

¹Ministère de l'Environnement et de la Faune, Service de la Faune Terrestre, 150 Boul. René-Lévesque Est, Québec, Qué. G1R 4Y1, Canada

²Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, Québec, G1K 7P4 Canada

³Département de Biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec, G1K 7P4 Canada

Résumé

La biomasse du fourrage, des herbivores (caribou et orignal) et des prédateurs (loup) a été estimée pour quatre assemblages de grands mammifères le long d'un gradient latitudinal dans la péninsule du Québec-Labrador et mise en relation avec les prédictions de deux types de modèles de niveaux **multitrophiques**. Les loups étaient présents dans trois zones d'étude, mais ils ont été éliminés dans la dernière. La production annuelle du fourrage préféré a montré une nette augmentation du nord au sud pour les orignaux, mais pas pour les caribous. Ni la biomasse des herbivores ni celle des prédateurs n'ont augmenté le long du gradient latitudinal : la plus forte biomasse d'herbivores a été observée dans la zone sans loups et dans le site le plus au nord, tandis que la plus forte densité de prédateurs a été observée dans le site le plus au sud. Par conséquent, le rapport entre la biomasse herbivore et la biomasse fourragère était le plus élevé dans la zone exempte de loups et dans le site le plus au nord, occupé par des caribous migrants. La disponibilité du fourrage par rapport aux herbivores était la plus grande dans les assemblages orignal-loup et caribou-orignal-loup. Les données observées ont appuyé le modèle de niveau **multitrophique** qui intègre les relations classiques prédateur-proie et produit une accumulation progressive de la biomasse du niveau trophique avec l'augmentation de la longueur de la chaîne alimentaire. **Dans le site le plus septentrional, le système se limitait à deux niveaux trophiques fonctionnels et le caribou était régulé par le fourrage d'été.** Trois niveaux trophiques fonctionnels semblaient exister dans la zone d'étude centrale où le caribou et l'orignal étaient chassés par les loups. Les deux herbivores étaient en très faible densité, le premier probablement en raison de sa faible adaptation à la prédation et le second à cause d'un territoire improductif. Dans la moitié sud, les orignaux étaient clairement régulés par la prédation et maintenus bien en dessous de leur capacité de charge. Avec la disparition des loups dans la dernière zone d'étude, les orignaux ont été régulés par le fourrage et la densité a dépassé de sept fois celle du système orignaux-loup, même dans une zone moins productive. Le caribou, qui a évolué principalement dans un contexte de limitation des ressources, est remplacé par un cervidé mieux adapté à la prédation, l'orignal, dans des écosystèmes à « trois liens » plus productifs.

INTRODUCTION

Il existe une controverse permanente concernant les conséquences de l'augmentation de la productivité primaire sur la structure trophique des écosystèmes (Power, 1992). Les modèles **multitrophiques** basés sur les modèles classiques prédateurs-proies (Rosenzweig, 1971, 1973)

prédisent une accumulation progressive de la biomasse du niveau trophique avec l'augmentation de la longueur de la chaîne alimentaire (Oksanen et al., 1981 ; Oksanen, 1988), tandis que les modèles reposant sur la prédation dépendante du ratio (Getz, 1984 ; Arditi et Ginzburg, 1989 ; Ardifi et al., 1990) prédisent que les consommateurs et leurs ressources augmentent parallèlement à la productivité de l'écosystème (Power, 1992). Ces deux types de modèles conduisent à des prédictions très divergentes, mais ils restent pour la plupart non testés dans les écosystèmes terrestres, car les données sur la biomasse de la végétation, des herbivores et des carnivores le long des gradients de productivité primaire sont rares, en particulier pour les zones exemptes d'impacts humains majeurs (Power, 1992).

Il existe une relation claire entre la productivité primaire nette des écosystèmes terrestres et l'évapotranspiration réelle (Rosenzweig, 1968), ce qui conduit à une tendance générale de baisse de la productivité avec l'augmentation de la latitude. Aux latitudes moyennes et élevées, l'organisation de l'écosystème est liée à la productivité et la richesse en espèces parmi les vertébrés est hautement prévisible à partir de l'évapotranspiration potentielle (Currie, 1991). Cependant, toute la végétation produite n'est pas disponible pour les herbivores terrestres, une grande partie de la production primaire dans les écosystèmes forestiers étant souvent hors de portée des animaux, ce qui n'est pas le cas dans la toundra où toute la production primaire a lieu près du sol et est accessible aux grands mammifères. Il n'est donc pas évident que la production de fourrage pour les grands herbivores suive la même tendance le long d'un gradient latitudinal que la productivité globale des écosystèmes.

L'île de Québec-Labrador, dans le nord-est de l'Amérique du Nord, s'étend sur près de 2000 km, des forêts de feuillus du sud à la toundra du nord. Les établissements humains permanents sont concentrés dans le sud, le long de la vallée du Fleuve Saint-Laurent, où l'agriculture et l'urbanisation ont profondément modifié les écosystèmes naturels. Par exemple, le loup gris (*Canis lupus*), prédateur majeur des grands mammifères herbivores, a été éliminé de la côte sud du Fleuve Saint-Laurent il y a près d'un siècle. Au nord de la vallée du Saint-Laurent, le paysage n'a pas été aussi modifié et l'exploitation forestière représente la principale perturbation ; l'exploitation forestière, avec pour corollaire le contrôle des feux de forêt, affecte la forêt mixte et boréale jusqu'à la latitude $\approx 50^\circ$. Plus au nord, la plupart des écosystèmes ont été peu influencés par l'homme.

Les chaînes alimentaires des grands mammifères ont été étudiées dans quatre régions du Québec le long d'un gradient latitudinal. La production de fourrage et la dynamique de population de l'orignal (*Alces alces*) en présence et en l'absence de son principal prédateur, le loup gris, ont été étudiées dans le sud et le centre du Québec (Crête et al., 1981a ; Crête et Jordan, 1982a ; Messier et Crête, 1985 ; Crête, 1989 ; Courtois et al., 1993), tandis que des informations comparables ont été recueillies pour un grand troupeau de caribous migrants (*Rangifer tarandus*) dans le Nord (Heam et al., 1990 ; Crête et al., 1990a, 1994 ; Crête et Huot, 1993). Notre objectif est de déterminer le modèle de biomasse de niveau trophique pour quatre assemblages de grands mammifères le long d'un gradient de productivité afin de tester lequel des modèles de niveau **multitrophique** proposés correspond le mieux aux données observées. Les dynamiques de population observées sont placées dans une perspective évolutive.

ZONE D'ETUDE

Les zones d'étude étaient adaptées à l'utilisation de l'espace par les cervidés dominants présents dans chacune d'elles et couvraient entre 120 et 640 000 km² (Fig. 1). L'orignal et le loup étaient des

résidents permanents dans le site méridional (MW : orignal-loup dans la Fig. 1) ; en outre, quelques cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) migraient dans la zone en été mais passaient l'hiver au sud, jouant un rôle mineur dans la dynamique du système (Messier et Crête, 1985). L'orignal était régulé par la prédation du loup (sensu Messier, 1991) et l'utilisation du fourrage était faible (Crête et Jordan, 1982b ; Messier et Crête, 1985). MW (zones L-77 et L-78 dans Crête et al. (1981a)) était situé dans une réserve de chasse où l'exploitation de la faune était contrôlée et légère, de sorte que la régulation naturelle était en vigueur. Les forêts ont été exploitées pour la production de papier et de bois, ce qui a amélioré l'aire de répartition des orignaux. L'impact réel de l'exploitation forestière sur la productivité de l'aire de répartition des orignaux est difficile à évaluer car l'exploitation forestière a partiellement remplacé les feux de forêt naturels dans la région. De plus, l'exploitation forestière n'a affecté qu'une petite partie des peuplements de feuillus. Les populations d'orignaux et de loups sont restées stables dans le MW au cours des dernières décennies. Le MW est couvert de forêts mixtes dans lesquelles dominent l'épicéa (*Picea* spp.), le sapin baumier (*Abies balsamea*), le bouleau (*Betula* spp.), l'érable (*Acer* spp.) et le tremble (*Populus tremuloides*).

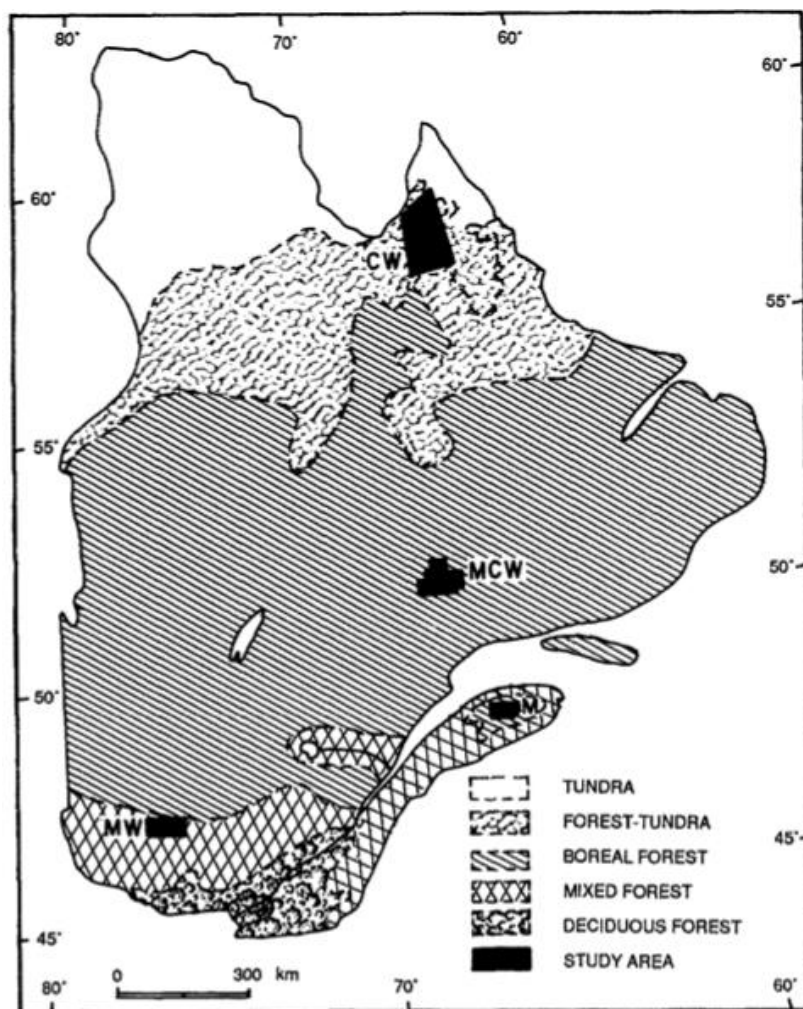


Figure 1. Localisation des zones d'étude dans la péninsule du Québec-Labrador en fonction du couvert végétal (d'après Richard (1987)). Les lettres formant les noms font référence à la présence de grands mammifères : C = caribou, M = orignal et W = loup. L'ours noir a occupé tous les sites.

Les loups étaient absents de la zone d'étude M (orignaux, Fig. 1), ayant été éliminés de la région au début du siècle. M est situé dans un parc où aucune exploitation de la faune et des ressources naturelles n'est autorisée (dernière exploitation forestière en 1977 et aucune chasse depuis de nombreuses décennies). La population d'orignaux était très probablement régulée par le fourrage

(Crête, 1989) mais elle est apparemment restée en dessous de sa capacité de charge (sensu Macnab, 1985) en raison d'une émigration constante vers les zones adjacentes où la densité est ≈ 20 fois plus faible en raison d'une chasse intense. Le caribou et le cerf à queue blanche étaient également présents dans le parc, mais étaient surtout de passage dans M. Les forêts sont boréales et sont dominées par le sapin baumier.

L'orignal représentait le cervidé le plus abondant dans la région du MCW (orignal-caribou-loup, figure 1), mais le caribou était également un résident permanent, tout comme le loup. L'habitat de l'orignal était peu productif en raison, notamment, de l'absence d'exploitation forestière et de feux de forêt récents, en plus de saisons de croissance courtes et de sols pauvres. La population d'originaux augmentait lentement dans la zone générale au cours de la décennie précédant l'étude et semblait faiblement régulée par la prédation (Courtois et al., 1993). La dynamique de la population de caribous n'a pas été étudiée dans le MCW, mais la densité a été mesurée dans deux blocs adjacents de 12 000 km² (Gingras et Malouin, 1993 ; A. Gingras et S. Malouin, en préparation). Elle était très faible (≈ 1 individu par 100 km²), comme partout ailleurs dans la forêt boréale d'Amérique du Nord ; le caribou forestier semble régulé par la prédation du loup (Seip, 1991), mais le mécanisme de régulation n'a pas encore été démontré dans l'est de l'Amérique du Nord. Les conifères dominent dans les forêts MCW et les pessières ouvertes alternent avec les pessières fermées. Les sommets des collines sont souvent recouverts de végétation basse ou d'affleurements rocheux. La chasse à l'orignal a été autorisée, mais elle a eu un impact limité sur la dynamique de la population (Courtois et al., 1993) parce que la région n'est accessible que par voie aérienne. La chasse au caribou a été interdite mais la chasse illégale a été possible, particulièrement en hiver lorsque les animaux se rassemblent sur les lacs.

Le caribou est le seul cervidé présent dans la zone CW (caribou-loup, Fig. 1), qui est dominée par la toundra. CW est accessible et l'aire est véritablement fréquentée par les humains, ainsi que par l'établissement de petites communautés inuites à proximité. Les loups étaient présents mais rares et ils devaient migrer ailleurs lors du départ des caribous en raison de l'absence de proies de remplacement. Le caribou appartient au troupeau migrateur de la Rivière George ($\approx 800\ 000$ animaux en 1993 : Couturier et al., 1994), dont les femelles se rassemblent traditionnellement dans et autour de CW pour la mise bas et le premier mois de lactation. Elles migrent au sud et à l'ouest de la SC avec les mâles le reste de l'année et occupent la majeure partie de l'île de Québec-Labrador au nord de 52° de latitude, considérée comme l'aire d'hivernage (640000 km²). Ils partagent souvent leur aire d'hivernage avec le troupeau voisin de la Rivière aux Feuilles (260000 individus en 1991 : S. Couturier, communication personnelle). Le troupeau de caribous de la Rivière George a fait son apparition après avoir été numériquement faible pendant la première moitié du siècle, probablement en raison de conditions météorologiques défavorables prolongées (Crête et al. 1994). La harde s'est stabilisée entre 1988 et 1993 (Crête et al., 1994) et était régulée par la compétition pour le fourrage sur l'aire d'été au moment de l'étude (Crête et al., 1994).

Les ours noirs (*Ursus americanus*), qui se nourrissent couramment de nouveau-nés de cervidés (Messier, 1994), sont présents dans les quatre zones d'étude. La densité des ours a été estimée à 0,19 animal par km² (H. Jolicoeur, communication personnelle) dans la MR en 1992 et 1993 et à 0,06 dans la partie de la MR en 1990 (Boileau et al., 1994). La densité des ours est inconnue et vraisemblablement très faible dans le MCW et dans le CW.

En plus des insectes en été, le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et le lièvre arctique (*Lepus arcticus*) ont été les seuls herbivores à concurrencer directement les cervidés. Dans aucune des régions étudiées, la concurrence du lièvre n'a semblé affecter substantiellement la production de fourrage des cervidés.

METHODES

La production primaire n'a été évaluée que pour la fraction de la végétation utilisée comme nourriture par les grands herbivores. La production de fourrage a été estimée par un échantillonnage stratifié dans chaque zone d'étude (Crête et Jordan, 1982a ; Crête, 1989 ; Courtois, 1993 ; M. Manseau, J. Hurt et M. Crête, en préparation) afin de produire une moyenne globale pour les écosystèmes terrestres. La taille des parcelles d'échantillonnage a été adaptée à la distribution de la végétation et la production de biomasse a été estimée par découpage, séchage et pesage. Pour l'orignal, le fourrage a été mesuré entre 0,5 et 3 m de hauteur, contre 0-2 m pour le caribou. L'échantillonnage a été limité aux espèces végétales généralement consommées par les orignaux et les caribous, de sorte que les mousses, les épinettes noire et blanche (*Picea mariana*, *Picea glauca*), l'aulne rugueux (*Alnus rugosa*) et la plupart des éricacées (sauf *Vaccinium uliginosum*) n'ont pas été prises en compte. Les feuilles des espèces décidues constituent la majeure partie de l'alimentation de l'orignal et du caribou en été (Crête et Jordan, 1981 ; Gauthier et al., 1989), mais les graminées sont également importantes dans l'alimentation du caribou en CW en tant que fourrage de remplacement (Crête et al., 1990b). En hiver, les lichens représentent la principale source de nourriture du caribou (Gauthier et al., 1989), tandis que les rameaux d'espèces décidues sont préférés par les orignaux au sapin baumier à feuilles persistantes (Crête, 1989). La production saisonnière de fourrage a été divisée en deux groupes : préférée (lichens, feuilles et brindilles de feuillus) et de second choix (graminées et sapin baumier). La production annuelle de lichens a été estimée à 3% de la biomasse sur pied (Crête et al., 1990a ; Eriksson et Rannistola, 1993).

La densité des herbivores a été estimée par un recensement aérien ; les orignaux et les caribous forestiers ont été comptés visuellement à partir d'un hélicoptère et les caribous de la toundra à l'aide de photographies aériennes verticales. Les estimations de la population ont été corrigées pour tenir compte du biais de visibilité (Crête et al., 1986, 1991). Les nombres d'animaux ont été transformés en biomasse selon le sex-ratio et la structure d'âge des animaux dans chaque région ; pour la plupart, les masses ont été évaluées à 374, 378 et 383 kg dans les régions M, M et Mew, respectivement, tandis qu'une masse de 117 kg a été utilisée pour tous les caribous.

Comme la densité des loups n'était connue que dans la région de MW (1,38 animal pour 100 km² ; Messier et Crête, 1985) et dans une zone adjacente à MW (0,67 loup pour 100 km² ; H. Jolicoeur, non publié), nous avons utilisé la biomasse des proies prédatées par les loups comme indice de la densité des loups ; cette estimation n'inclut pas les nouveau-nés de cervidés. La biomasse de proies disponible annuellement pour le loup par surface a été estimée en utilisant la proportion d'orignaux ou de caribous radio-collés mourant annuellement de prédation dans chaque zone d'étude (Messier et Crête, 1985 ; Crête, 1989 ; Hearn et al, 1990 ; Courtois et al., 1993 ; Crête et Derosiers 1993). La consommation de caribous par les loups n'a pas été observée dans l'aire de répartition de l'OMM, mais la densité de caribous était si faible qu'elle ne pouvait avoir une grande importance pour les loups.

Comme la durée de la saison de croissance varie le long du gradient latitudinal et que les caribous du CW n'utilisent leur aire d'estivage que pendant un mois après le verdissement, la disponibilité du fourrage par herbivore a été donnée sur une base mensuelle.

RESULTATS

La densité animale variait de près de trois ordres de grandeur entre les zones MCW et CW lorsque les caribous de la Rivière George étaient concentrés sur l'aire de mise bas et l'aire d'été (Tableau 1) ; la densité à l'année était la plus élevée dans les zones M et CW, intermédiaire dans la zone MW et la plus faible dans la zone MCW. La production de fourrage d'été préféré (feuilles) était la plus faible dans le MCW, intermédiaire dans le CW et le M et la plus élevée dans le MW (Tableau 1) ; l'ordre n'a pas vraiment changé lorsqu'on a ajouté les graminées. La production de fourrage d'hiver préféré était relativement constante dans le CW, le MCW et le MW, mais beaucoup plus faible dans le M ; l'ordre était inverse lorsqu'on a ajouté le sapin baumier. La production annuelle de fourrage préféré de l'original présentait une tendance latitudinale claire, ce qui n'était pas évident pour le caribou.

Tableau 1 : Densité animale (individus/km²) et production annuelle (kg/ha¹) de fourrage d'été et d'hiver disponible pour les caribous et les orignaux le long d'un gradient latitudinal dans la péninsule de Québec-Labrador

Study area (km ²)	Latitude north	Density		Forage production				
				Summer		Winter		
		Caribou	Moose	Leaves	Graminoids	Lichens	Deciduous	Evergreen
CW (20 000 s, 640 000 w) ^a	58° s (56° w)	30.88 s (1.55 w)	0	42	51	37	T ^b	T
MCW (3000)	51°	0.01	0.03	17	T	46 ^c	4	54
M (120)	49°8	T	1.90	81	T	T	14	237
MW (1060)	47°	0	0.27	180	T	T	37	10

^aCaribou are migratory there: s, summer range; w, winter range.

^bT, trace; not measured.

^cEstimated from percent stands producing lichens (38%: Courtois *et al.*, 1993) and a mean standing biomass of lichens of 4066 kg · ha⁻¹ (Crête *et al.*, 1990a)

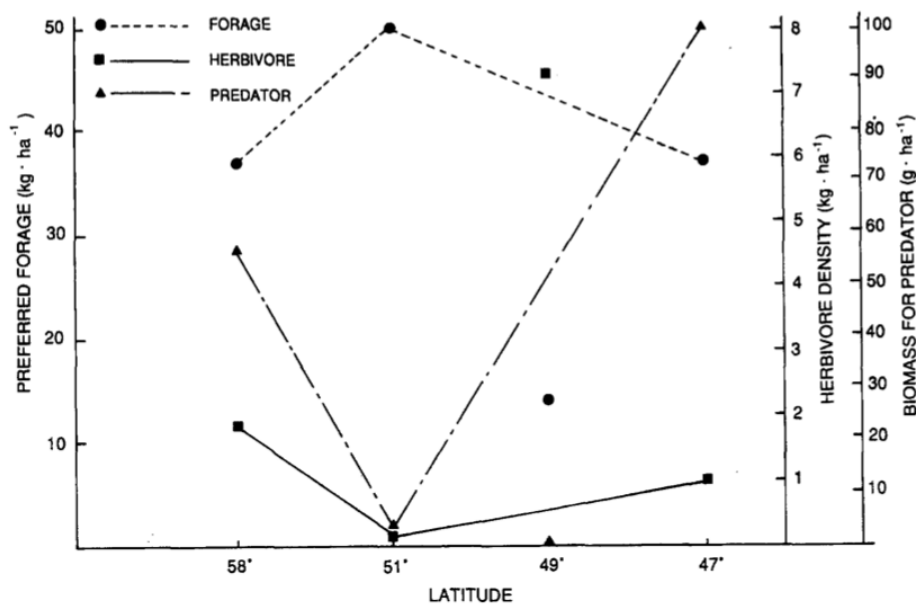


Figure 2. Modèles d'accumulation de la biomasse des grands mammifères au niveau trophique le long d'un gradient latitudinal dans la péninsule du Québec-Labrador. Seule la production du fourrage hivernal préféré (lichens pour le caribou et brindilles à feuilles caduques pour l'original) est présentée. La zone M (49° de latitude), où les loups ont disparu, n'est pas reliée aux courbes

La disponibilité du fourrage préféré, sur la base de la masse corporelle pondérée en fonction du temps, était la plus faible dans la zone M, en été comme en hiver, intermédiaire dans CW et au moins deux fois plus élevée dans MCW et MW. Le taux de prédation annuel sur les adultes était similaire dans CW et MCW ($\approx 3\%$), plus élevé dans MW et inexistant dans M en l'absence de loups. Le graphique de la biomasse des niveaux trophiques en fonction de la latitude a montré une grande variation, même en excluant la zone M où les loups avaient été éliminés (Fig. 2). La biomasse des fourrages d'hiver était relativement stable, mais la biomasse des herbivores et des carnivores variait par des facteurs de 19 et 33, respectivement.

DISCUSSION

Dynamique de population des assemblages des mammifères

Power (1992) a énuméré quelques problèmes méthodologiques sérieux qui peuvent empêcher de tester même des modèles multi trophiques simples : quantification des variables indépendantes et dépendantes dans la nature (productivité primaire et biomasse du niveau trophique), temps d'évaluation (par rapport à l'état d'équilibre), échelle et dépendance temporelle possible due à des rétroactions dynamiques non linéaires. D'autre part, l'existence possible de rétroactions dynamiques non linéaires dans les systèmes que nous avons étudiés n'a pas compliqué les interactions au niveau trophique au point de permettre de tirer des conclusions.

Au lieu de mesurer la biomasse totale de la végétation, des herbivores et des prédateurs dans chaque zone d'étude, ce qui est une tâche presque impossible, nous avons concentré notre analyse sur les cervidés, leur fourrage et leurs prédateurs. La généralisation qui a été perdue en considérant uniquement la chaîne alimentaire formée par les grands mammifères a été compensée par une meilleure compréhension des interactions dynamiques existant entre les niveaux trophiques. Un des défauts de notre approche était la sous-estimation de la production de fourrage pour les gammes de cervidés en excluant la strate de 0-0.5 de hauteur. Les orignaux ne crèchent généralement pas en hiver et ne s'alimentent probablement pas beaucoup à cette hauteur pendant le reste de l'année, mais il y a certainement beaucoup de production primaire se produisant près du sol dans les écosystèmes forestiers, qui est utilisée par des herbivores plus petits.

Le moment de l'évaluation par rapport à l'état d'équilibre est particulièrement critique pour la zone CW, car les mesures ont été effectuées alors que le troupeau de caribous de la rivière George était près d'un pic, alors que sa future trajectoire démographique est incertaine ; la densité dépassait probablement sa capacité de charge durable au moment de l'étude (Crête et al., 1994 ; Messier, 1995). Cependant, la densité de caribous dans le nord du Québec pendant la période d'étude (1,6 animal par km^2) n'était pas exceptionnellement élevée. La capacité de charge des massifs alpins de la Norvège a été estimée à 2,3 rennes par km^2 (Skogland, 1986) en l'absence de prédateurs et de nombreux grands troupeaux migrateurs de caribous ont occupé tout le nord de l'Amérique du Nord à la limite des arbres, souvent à des densités comparables (Seip, 1991).

Notre ensemble de données correspond au modèle OFAN proposé par Oksanen (1988), modifié par la suite pour tenir compte des réponses évolutives des proies à la prédation (Oksanen, 1992), bien qu'il concerne la production de fourrage et non la production primaire. Nos résultats suggèrent fortement que les forces descendantes dominent les réseaux alimentaires que nous avons étudiés le long d'un gradient de productivité dans la péninsule du Québec-Labrador. Dans la zone la moins productive (CW), la prédation par le loup n'a manifestement pas été densifiée et l'aire d'estivage,

où les femelles se sont concentrées pour la mise bas et le pic de lactation (Messier, 1995). Les femelles ont dû compenser leur préférence pour les feuilles des arbustes à feuilles caduques par des graminées, ce qui a affecté leurs réserves corporelles et la croissance de leurs petits (Crête et Huot, 1993). Les caribous ont eu un impact important sur leur territoire d'été et le broutage et le piétinement ont affecté la biomasse végétale de ce territoire : les biomasses sur pied des lichens (également consommés en été) et des feuilles de bouleau ont été réduites de 93% et 63%, respectivement (M. Manseau, J. Hurst et M. Crête, soumis). Des conditions sous-optimales d'alimentation ont également entraîné une diminution progressive de la fécondité et une augmentation de la mortalité des adultes (Crête et Huot, 1993 ; Crête et al, 1994).

Dans la zone plus productive MCW, les caribous et les orignaux étaient en très faible densité pour différentes raisons. Cette zone représente une riche aire de répartition pour le caribou (tableau 1), en particulier en hiver avec une importante biomasse de lichens. Cependant, le caribou a été maintenu à une faible densité, très probablement par la prédation, comme on le soupçonne ailleurs en Amérique du Nord. Les caribous semblent très peu capables de faire face aux prédateurs dans un habitat forestier et les loups semblent stabiliser les caribous vivant dans la forêt à une densité de 1 à 3 individus par 100 km² (Seip, 1991). Cet équilibre est certainement atteint à une très faible densité de loups (voir figure 2), mais l'écologie de la prédation par le loup sur l'orignal et le caribou dans la forêt boréale non perturbée de l'est de l'Amérique du Nord n'a pas encore été étudiée. Les caribous forestiers sont probablement plus faciles à capturer par les loups que les orignaux et, sur le plan bioénergétique, ils pourraient être plus rentables en raison des temps de manipulation plus courts et des risques moindres de blessures ou de mort (Rausch, 1967 ; Peterson, 1977 ; Nelson et Mech, 1985, 1994 ; Mech et Nelson, 1990 ; Weaver et al, 1992). Les loups qui se nourrissent de caribous forestiers pourraient alors disposer de plus d'énergie à dépenser pour la recherche de proies et la locomotion entre les parcelles de proies que les loups dépendant uniquement de l'orignal et ils pourraient persister sur des territoires plus grands avec une base de proies plus faible et une plus grande surface.

La production de fourrage pour l'orignal était très faible dans la CMM par rapport aux autres régions du Québec et le fourrage était probablement trop rare pour une alimentation rentable dans de nombreuses parties de la zone d'étude, particulièrement en hiver. Dans de telles circonstances, les facteurs temporels indépendants de la densité (c.-à-d. l'épaisseur de la neige) étaient aussi importants que la prédation, le facteur régulateur présumé (Courtois et al., 1993). Cette situation pourrait toutefois changer si la productivité de l'habitat était améliorée par les feux de forêt ou l'exploitation forestière. La fécondité des orignaux et, par conséquent, leur densité, augmenteraient alors, comme cela a été observé en Alaska dans un habitat comparable (Schwartz et Franzmann, 1989). Les loups montreraient une réponse numérique à l'augmentation de la biomasse des proies et les orignaux deviendraient clairement régulés par la prédation, comme en Alaska. Le caribou devrait persister avec l'augmentation de la densité des orignaux, comme cela a été observé en Ontario (H.G. Cumming, D.B. Beange et G. Lavoie, soumis). La zone MCW représenterait le type d'habitat le long de notre gradient de productivité où commence un système comprenant trois niveaux trophiques fonctionnels (sensu Oksanen, 1988).

Les orignaux étaient clairement régulés par la prédation du loup dans la zone MW (Messier et Crête, 1985 ; Messier, 1994), ce qui est probablement la règle dans toute l'Amérique du Nord lorsque les loups s'attaquent aux orignaux en présence d'une espèce d'ours (Crête, 1987 ; Gasaway et al., 1992 ; Messier, 1994a). La prédation par le loup serait dépendante de la densité lorsque la densité

d'originaux est faible et inversement dépendante de la densité lorsque celle-ci est élevée (Messier et Crête, 1985 ; Messier, 1995). La prédation par l'ours diminue la vigueur démographique des originaux de sorte que les systèmes originaux-loups en présence d'ours atteignent un équilibre à faible densité (Messier, 1995). Cette faible densité d'équilibre (0,4-0,5 original- km²) est loin de la capacité de transport et c'est pourquoi les originaux ont abondé en fourrage dans le WC. L'élimination des loups dans la zone M a permis aux originaux d'être régulés par le fourrage, la densité d'originaux étant sept fois plus élevée que dans la MW bien que la production de fourrage préférée soit plus faible et que le climat hivernal soit plus rigoureux dans la M.

L'absence de relation en fonction de la densité pour les loups s'attaquant aux caribous migrateurs pourrait s'expliquer par le manque de proies alternatives à proximité de la limite forestière dans la péninsule du Québec-Labrador, particulièrement pendant l'élevage des petits. Des simulations ont indiqué que la présence d'autres sources de nourriture stabilise les systèmes original-loup (Crête et al., 1981b). Dans la région de Montréal, le castor (*Castor canadensis*), un mammifère relativement grand, a constitué une part importante de la nourriture du loup pendant la période sans glace, particulièrement lorsque l'original n'était pas abondant (Messier et Crête, 1985). La densité des castors diminue en progressant vers le nord ; la densité était en moyenne de 3,5 huttes à 10 km² dans la zone MW (Messier et Crête, 1985), alors que les densités étaient en moyenne de 0,32, 0,15 et 0,0 hutte à 10 km² dans trois bassins versants situés respectivement à 55, 56 et 57° de latitude, dans le nord-ouest du Québec (Hydro-Québec, 1993). La densité des castors est alors proche de zéro à la limite des arbres, où l'original est également presque absent. Cette observation pourrait expliquer, dans le cas de l'île de Québec-Labrador, la prédiction faite par l'OFAN (Oksanen, 1988) pour les écosystèmes improductifs, selon laquelle l'existence d'un troisième niveau trophique fonctionnel est impossible. L'OFAN (Oksanen, 1988) n'a pas pris en compte l'utilisation saisonnière des zones improductives, mais la migration vers les zones improductives semble également être une bonne stratégie pour les grands mammifères herbivores afin d'échapper à la prédation (Fryxell et al, 1988 ; cette étude). Le bœuf musqué (*Ovibos moschautus*) a été introduit avec succès dans le nord du Québec au cours des années 1970 (Le Hénaff et Crête, 1989) et les meutes de loups pourraient établir des territoires permanents dans la toundra si la population de bœufs musqués devenait suffisamment importante. Dans ce cas, la densité des caribous devrait diminuer.

Il est fort probable que la régulation primitive fonctionne encore le long du gradient latitudinal que nous avons étudié et notre ensemble de données est unique à cet égard. Elles soutiennent l'idée, pour les herbivores, d'un passage d'une dominance **ascendante** dans les écosystèmes improductifs de la toundra à une dominance **descendante** lorsque les écosystèmes boréaux deviennent suffisamment productifs. Des données sur la dynamique des populations de grands mammifères habitant d'autres écosystèmes naturels, notamment tropicaux, sont nécessaires pour décider dans quelle mesure cette conclusion peut être généralisée à d'autres chaînes alimentaires terrestres de grands mammifères. Les modèles de niveau multitrophique intégrant les relations classiques entre prédateurs et proies prédisent que, dans les écosystèmes très productifs à quatre niveaux trophiques, la prédation et la compétition entre les espèces de prédateurs deviennent élevées, ce qui entraîne un faible rapport fourrage/herbivore et un rapport herbivore/prédateur élevé. Les modèles qui s'appuient sur la prédation dépendante du rapport prédisent que les rapports fourrage : herbivore et herbivore : prédateur resteraient constants (Power, 1992, Fig. 4).

Causes évolutives du modèle observé

Selon Oksanen (1988, 1992), le flux d'énergie dans les écosystèmes improductifs ($30-700 \text{ g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$) est tel que les chaînes alimentaires sont limitées à deux niveaux trophiques fonctionnels, les carnivores efficaces étant absents ou des visiteurs temporaires lors des pullulations d'herbivores. Ce point de vue reste pertinent tant à l'échelle écologique qu'à l'échelle de l'évolution. Deux grands mammifères existants ont évolué pour exploiter l'Arctique improductif : le bœuf musqué et le caribou-renne. La sélection naturelle a surtout permis à ces herbivores de s'adapter à la limitation des ressources, échapper aux prédateurs semblant être une **force sélective** moins importante. De plus, l'adaptation pour faire face à la prédation en milieu ouvert pourrait être très différente de l'évasion des prédateurs dans les écosystèmes forestiers fermés.

Oksanen (1992) a proposé qu'un changement majeur dans les règles d'assemblage des communautés d'herbivores se produise quelque part dans la zone du bas Arctique, où des écosystèmes à trois liens apparaissent en raison de l'augmentation de la productivité primaire ($>700 \text{ g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$). Notre zone d'étude du MMCW était située dans cette zone de transition et elle était caractérisée en particulier par l'apparition de l'orignal. Ce cervidé vivant dans la forêt présente une grande taille qui pourrait résulter en particulier de la sélection pour faire face à la prédation du loup dans les zones de neige profonde. En raison de la faible adaptation du caribou à la prédation d'une part et de la faible productivité de l'aire de répartition de l'orignal d'autre part, l'équilibre orignal-caribou-loup a été atteint à une très faible densité de prédateurs et de proies.

Lorsque la productivité primaire a augmenté le long du gradient latitudinal, le caribou a disparu, mais les densités d'orignaux et de loups ont augmenté (zone MW). Cette augmentation de la biomasse des herbivores et des prédateurs peut également s'expliquer d'un point de vue évolutionniste : des densités d'équilibre plus élevées sont atteintes parce que l'orignal a développé de meilleures adaptations que le caribou à la prédation par le loup. Sur une base biologique, le temps de manipulation par le loup (au sens large) est alors plus long pour les orignaux que pour les caribous et la densité minimale pour soutenir les populations de loups est plus élevée lorsque seul l'orignal est présent ; inversement, les territoires viables des loups sont plus petits (et donc la densité plus grande) lorsque l'orignal est le seul cervidé présent. En théorie, l'ajout d'autres herbivores adaptés à la prédation du loup à l'assemblage orignal-loup devrait entraîner une augmentation de la densité des herbivores et des prédateurs en raison de compromis évolutifs (Oksanen, 1992) ou d'une compétition d'interférence entre prédateurs (Abrams, 1994). Bien que la dynamique des populations n'ait pas été étudiée en détail, la densité d'équilibre observée pour l'orignal dans les systèmes nord-américains où le cerf de Virginie ou le wapiti (*Cervus elaphus*) coexistent avec l'orignal et le loup (Crête, 1987 ; Tableau 1) appuie cette prédiction.