

L'agression intraspécifique dépendante de la densité régule La survie chez les loups (*Canis lupus*) du nord de Yellowstone

Journal of Animal Ecology



British Ecological Society

Journal of Animal Ecology 2014, 83, 1344–1356

doi: 10.1111/1365-2656.12238

Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*)

Sarah Cubaynes^{1*}, Daniel R. MacNulty², Daniel R. Stahler³, Kira A. Quimby³, Douglas W. Smith³ and Tim Coulson¹

¹Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford, OX1 3PS, UK; ²Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, UT 84322, USA; and ³Yellowstone Wolf Project, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Mammoth, WY 82190, USA

Résumé

1. Comprendre la dynamique des populations de grands prédateurs est essentiel pour évaluer leurs impacts sur les écosystèmes et guider leur gestion. La clé de cette compréhension est l'identification des mécanismes régulant les taux vitaux.
2. Déterminer l'influence de la densité sur la survie est nécessaire pour comprendre dans quelle mesure la mortalité d'origine humaine est **compensatoire ou additive**. Chez les loups (*Canis lupus*), les preuves empiriques de survie dépendant de la densité font défaut. La dispersion est considérée comme le moyen principal avec lequel les loups ajustent leur nombre à la quantité de proies. Cependant, à ce jour, les études ont principalement porté sur les populations de loups exploitées, où les mécanismes dépendants sont probablement faibles en raison des densités de loups artificiellement faibles.
3. En utilisant 13 ans de données sur 280 loups porteur de collier dans le parc national de Yellowstone, nous avons évalué l'effet de la densité de loups, de l'abondance de proies et de la structure de population, ainsi que la sévérité hivernale, sur la survie spécifique en fonction de l'âge dans deux zones (proies riches vs proies pauvres) du parc national. Nous continuons à analyser la mortalité spécifique liée à une cause et explorons les facteurs responsables d'agression intraspécifique dans la zone nord du parc, riche en proies.
4. Dans l'ensemble, les taux de survie ont diminué au cours de l'étude. Dans le nord de Yellowstone, la densité dépendance a régulée la survie adulte par une augmentation d'agression intraspécifique, indépendante de la disponibilité des proies. À l'intérieur du parc, la survie des adultes était moins variable et indépendante de la densité, malgré la disponibilité réduite des proies. Il n'y avait aucun effet de structure de population des proies dans le nord de Yellowstone, ou de la sévérité hivernale dans les deux zones. La survie était similaire chez les yearlings et les adultes, mais plus faible pour les adultes de plus de 6 ans.
5. Nos résultats indiquent que l'agression intraspécifique dépendante de la densité est un facteur de survie du loup adulte dans le nord de Yellowstone, suggérant que des mécanismes intrinsèques dépendant de la densité ont le potentiel de réguler les populations de loups malgré des densités élevées d'ongulés. Quand la disponibilité des proies est faible ou bien que les taux de prélèvements élevés maintiennent les loups à des densités plus faibles, les interactions peuvent empêcher la survie dépendante de la densité, compatible avec nos résultats à l'intérieur du parc.

INTRODUCTION

Les grands carnivores recolonisent des zones d'où ils ont été éradiqués depuis plusieurs décennies, générant des conflits avec les humains par la prédation du gibier et des

espèces domestiques (Treves & Karanth 2003; Thirgood & Rabinowitz 2005). Dans ce contexte, l'obtention d'estimations précises des taux vitaux - survie, reproduction et dispersion - et l'identification des sources de variation de ces paramètres

sont essentiels pour prédire l'impact des **top-prédateurs** sur leurs écosystèmes, et de fournir des recommandations de gestion pour répondre aux préoccupations du public, tout en maintenant la viabilité de la population. Au cours de la dernière décennie, le statut de conservation du loup gris (*Canis lupus*) en Europe et aux Etats-Unis a changé, passant d'une protection totale à une protection partielle voire à des prélèvements (European Commission Environment 1992; Fish & Wildlife Service 2009). Savoir si la mortalité anthropique et naturelle sont **compensatoires** ou **additives** chez le loup est actuellement débattu (Adams et al., 2008; Rotella 2010; Murray et al. 2010; Gude et al. 2012), et les mécanismes qui influencent les taux vitaux (mis à part la mortalité anthropique) restent peu claires.

Plusieurs auteurs ont fait valoir que la limite ultime de densité de loups est celle qui est imposée par la nourriture, c'est-à-dire l'abondance des proies et leur vulnérabilité à la prédation (Packard & Mech 1980; Keith 1983; Peterson & Page 1988; Fuller, Mech & Cochrane 2003). En effet, les données à long terme du Parc national de l'Isle Royale montrent que la croissance de la population de loup dépend principalement du nombre et de la structure d'âge de la population proies, bien que la **densité dépendance**, la sévérité de l'hiver et les événements stochastiques comme les épidémies jouent également un rôle important (Peterson et Page 1988, Peterson et al., 1998; Vucetich & Peterson 2004). **L'influence de la sévérité hivernale se manifeste par des changements de vulnérabilité des proies et des taux de mise à mort, alors que la densité dépendance est probablement due à la diminution de la disponibilité alimentaire par individu** (Post et al., 1999; Vucetich & Peterson 2004). La densité dépendance liée à la nourriture influe également sur la dispersion, qui est considérée comme principal moyen d'ajustement de leurs nombres à l'approvisionnement alimentaire et qui permet de compenser la mortalité causée par l'homme (Fuller 1989, Hayes & Harestad 2000, Fuller, Mech et Cochrane 2003; Adams et al. 2008).

D'autres auteurs ont suggéré que la concurrence intraspécifique liée à la territorialité peut réguler la densité de loups à un niveau inférieur à celle prévue par la disponibilité alimentaire (Stenlund 1955; Pimlott 1967, 1970). **L'analyse de Cariappa et al. (2011) portant sur 28 populations de loups a révélé une relation asymptotique entre les densités de loup et celle des proies, ce qui suggère que la densité dépendance est un mécanisme non lié à la nourriture et impose une limite supérieure de 69 loups 1000 km².** Cependant, les preuves empiriques de tels mécanismes font défaut.

Si les loups sont limités uniquement par la disponibilité alimentaire, nous ne nous attendons pas à des taux de survie dépendant de la densité en cas de densité en ongulés élevée (c'est-à-dire lorsque la nourriture n'est pas un facteur limitant). Au contraire, si l'agression sociale réglemente le nombre de loups à des densités élevées d'ongulés, nous prévoyons : (i) une densité-dépendance (ii) l'agression sociale comme cause principale (iii) une augmentation de l'agression sociale avec la densité de loups, indépendamment de la disponibilité de la nourriture. Bien que la démographie des loups soit bien étudiée (par exemple, Fuller 1989, Hayes & Harestad 2000, Fuller, Mech & Cochrane 2003; Vucetich & Peterson 2004; Adams et al. 2008; Murray et al. 2010; Smith et al. 2010), **la**

recherche doit encore démontrer un effet négatif de la densité sur la survie du loup ou quantifier la relation entre agression sociale, densité et disponibilité alimentaire.

Ici, nous analysons l'influence des conditions environnementales sur la survie des loups à Yellowstone National Park (YNP) entre 1998 et 2010. Le loup gris a été réintroduit au YNP avec la libération de 41 individus en 1995 et 1996 (Smith 2005) et le nombre minimum dans le parc a varié entre 72 et 174 loups depuis (Smith et al., 2013). La partie nord de YNP, aussi appelée la **chaîne du nord (NR; 995 km²; ~ 10% du parc)**, soutient une densité plus élevée de loups que les parties centrales et sud du parc, connu comme **l'intérieur (7991 km²; 20-99 loups 1000 km² vs 2-11 loups 1000 km²; Smith & Bangs 2009)**. Les loups dans les deux zones, prédatent principalement des wapitis (*Cervus elaphus*) (Smith et al. 2004; Metz et al. 2012) et bien que le wapiti du troupeau NR a diminué d'~ 16 000 en 1995 à ~ 6000 wapitis en 2010, les densités de wapitis dans le NR (6,1-14,6 wapitis km²) dépassent les densités de proies de la plupart des autres systèmes étudiés (revu par Fuller, Mech & Cochrane 2003). Les basses altitudes (1500-2000 m) dans la NR fournissent des conditions hivernales tolérables pour les wapitis à tels point que la disponibilité des wapitis dans la zone est relativement élevée toute l'année (Houston 1982). Dans l'intérieur, les altitudes sont plus élevées (> 2000 m) et les chutes de neige poussent la plupart des wapitis hors de la région en hiver et certains loups se nourrissent occasionnellement de bisons non migrants (Smith et al., 2000; Becker et al., 2008), qui sont trois fois plus difficiles à tuer que les wapitis (Smith et al. 2000). Nous traitons la **NR** et **l'intérieur** comme deux zones d'étude différentes pour expliquer leurs différences écologiques et physiographiques.

En utilisant 13 ans de données sur 280 loups porteurs de collier au YNP, nous avons estimé la variation temporelle et spatiale des taux de survie dépendant du sexe et de l'âge, tout en tenant compte de l'imparfaite connaissance du destin de chaque individu. En outre, nous avons évalué l'effet de la densité de loup, l'abondance des proies et la structure de la population, ainsi que la sévérité de l'hiver, sur la variation des taux de survie par âge dans la NR et l'intérieur. Nous avons également analysé les causes de mortalité de 155 loups récupérés morts dans YNP et exploré les facteurs qui gouvernent l'agression intraspécifique dans le NR.

RESULTATS

Les modèles temporels de disponibilité des wapitis de NR et du nombre de loups au cours de l'étude reflètent de profonds changements écologiques suite à la réintroduction du loup (Fig. S1, Informations complémentaires). Entre 1998 et 2001, l'abondance des wapitis et leur vulnérabilité (proportion de veaux) étaient élevées et le nombre de loups était faible, avec un modèle opposé après 2001 suggérant un environnement plus concurrentiel pour les loups.

Modèles de variations temporelles et spatiales des taux de survie et de détection

Parmi les 280 individus porteurs de collier radio, 95 ont été trouvés morts, 79 ont dispersés à l'extérieur du parc, 37 étaient encore en vie à la fin de l'étude et 69 avaient un destin inconnu. **Dans l'ensemble du Yellowstone, la survie moyenne**

annuelle était élevée : proche de 80%. Les résultats ont montré une variation considérable d'une année à l'autre et a révélé un déclin général depuis la réintroduction (Tableau 1.1, Figure 2a). Les taux de survie ont chuté après 2001, avec des taux de survie annuels les plus bas enregistrés en 2005 et 2008 quand ils sont tombés en dessous de 0,7. La probabilité de détection était très élevée [0,98 (0,97; 0,99)] et constant pendant l'étude (tableau 1.1).

Pour déterminer si la survie différait entre le NR et l'intérieur, nous avons d'abord ajouté un effet «zone» au modèle puis un effet temps. Ces modèles de zones et de temps (Les modèles 4 et 6 du tableau 1.1) n'ont pas nettement surpassé le modèle à temps unique (modèle 5 du tableau 1.1), suggérant aucune différence nette dans les taux de survie entre les deux zones. Ensuite, nous avons testé un effet «période» en distinguant survie avant et après 2001 lorsque la concurrence parmi les loups a apparemment changé (Fig. S1, Supporting information). Un modèle de zone (9) a surperformé d'autres modèles (modèle 1 du tableau 1.1), indiquant une période de survie différente entre les deux zones. Jusqu'en 2001, les taux de survie étaient élevés et relativement constants dans les deux zones. Après 2001, la survie a diminué dans NR jusqu'en 2006, alors qu'il est resté plus stable à l'intérieur (Figure 2b, c). Les taux de survie ont chuté en dessous de 0,7 en 2004, 2005, 2008 et 2009 dans le NR, tandis que dans l'intérieur de survie était > 0,7 pour toutes les années sauf 2005.

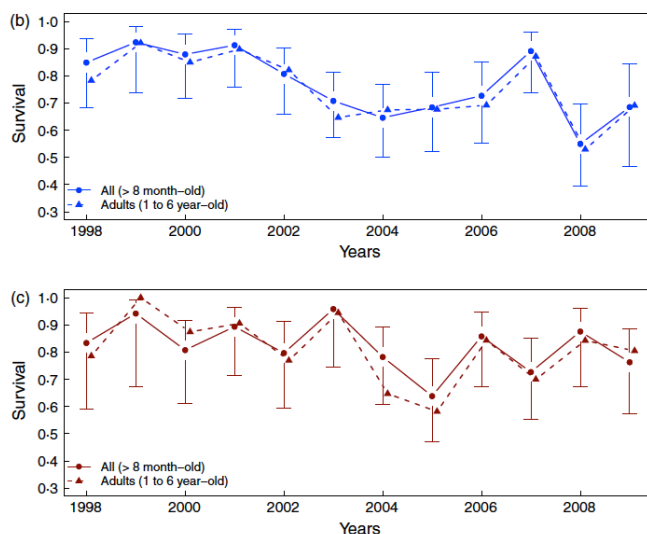


Fig. 2. Annual survival rates from 1998 to 2009 for all radio-collared individuals (plain line, mean with 95% confidence intervals are provided) and adults only (dotted line, dots represent mean estimate) across Yellowstone National Park (a), in the Northern Range (b) and in the Interior (c).

Variation de survie individuelle : effets de l'âge et du sexe

Il n'y avait pas de différences significatives dans les taux de survie entre yearlings (1 an) et adultes (2-6 ans) (Tableau 2). Les adultes âgés (7 ans et plus) avaient une survie significativement réduite (~ 0,63), indicative de la sénescence. La survie ne différait pas entre les mâles et les femelles : estimations moyennes avec IC 95% étaient de 0,79 (0,75-0,83) pour les

femelles et 0,80 (0,76-0,84) pour les mâles. Le meilleur modèle temps et structuré en âge comprenait deux classes d'âge : «adultes» (1-6 ans) et «adultes âgés» (+ 7 ans), avec une variation temporelle (effet année) du taux de survie pour la classe d'âge «adulte» seulement (modèle 11 du tableau 1.2). Une taille d'échantillon réduite pour les adultes âgés (seulement 74 détections des individus de plus de six ans sur l'ensemble de la période d'étude) pourrait expliquer l'absence de variation dans le temps chez les vieux loups. Nous avons ensuite exploré les causes de variation temporelle sur la survie adultes dans les deux zones (Fig. 2b, c).

Facteurs environnementaux et survie adultes entre la zone nord et l'intérieur

Nous avons d'abord testé si la densité de loup en avril (avant reproduction) ou en décembre (y compris les louveteaux de l'année) pouvait affecter la survie des adultes dans chaque zone d'étude. Pour les loups NR, le meilleur modèle incluait un effet linéaire de densité en avril sur la survie des adultes (modèle 23 du tableau 1.3) qui a révélé un effet densité dépendance (figure 3). La variation de la densité de loups explique environ 55% de la variation d'une année à l'autre chez les taux de survie adultes (test anodev: $F_{1,10} = 12,42$; valeur $P = 0,005$). Un effet de seuil de densité sur la survie, avec une survie réduite attendue seulement au-dessus de 60 loups par 1000 km², a également été pris en compte, mais a reçu moins de soutien (Modèle 27 dans le tableau 1.3). La densité de loups en décembre n'a pas d'effet significatif sur la survie des adultes (modèle 37, Tableau 1.3; test d'anodev: $F_{1,10} = 0,12$; P -value = 0,73), suggérant que le nombre de loups matures dans la population (> 11 mois) était l'aspect de densité le plus important affectant la survie des adultes.

En revanche, nous n'avons trouvé aucune preuve de densité dépendance parmi les loups de l'intérieur (modèle 28 du tableau 1.3; anodev test: $F_{1,10} = 3,58$; Valeur $P > 0,05$). Les taux de survie des adultes est apparu plus stable à l'intérieur que dans le NR, pour un modèle avec une survie constante sur toute la période (modèles 33 et 35 du tableau 1.3). Bien qu'un modèle de survie loup de NR comprenant seulement un effet nombre de wapitis n'était pas le modèle le mieux soutenu (modèle 25 dans le tableau 1.3; $\Delta AICc = 3,23$), la variation du nombre de wapitis explique environ 43% de la variance chez les taux de survie adultes dans le NR (test anodev: $F_{1,10} = 7,46$; P -value = 0,02). En revanche, les indices de vulnérabilité des proies (représenté par le nombre de faon/biche et proportion de vieux wapitis), le ratio élan/loups (élan/loup en décembre) et la sévérité hivernale (SWE) n'a pas affecté les taux de survie des adultes (modèles 26, 31, 34, 36 et 38 dans le tableau 1.3). De plus, lorsqu'ils sont inclus comme effets additifs dans les modèles, ou pendant une densité de loups et une abondance de wapitis, ces variables n'expliquent pas la variation supplémentaire de la survie (résultats non montrés). Après avoir contrôlé l'effet de densité de loups, la variation du nombre de wapitis (modèle 24 en Tableau 1.3) n'a pas amélioré l'ajustement du modèle en termes d'AICc et n'a pas expliqué la déviance supplémentaire significative comparée à un modèle avec la densité de loups seule, ce qui suggère que le nombre de wapitis n'a pas eu d'effet additionnel sur la survie sans rapport avec la densité.

Causes immédiates de mortalité

Parmi les 155 individus trouvés morts dans YNP, les agressions intraspécifiques étaient la cause la plus fréquente de mortalité (~ 37%) suivi de causes naturelles inconnues (~ 27%). Moins de 5% des décès étaient dus à la malnutrition (tableau 3). La proportion de décès due à l'agression intraspécifique était élevée dans le NR (~ 41%), et le nombre de loups à l'origine de mortalités augmentait avec la densité de loups ($r = 0,74$, valeur $P = 0,004$, figure S2a, informations complémentaires). De plus, le nombre d'interactions agressives intraspécifiques était fortement corrélées positivement avec le nombre d'événements de mortalité causés par les loups dans le NR ($r = 0,70$, P -valeur = $0,009$, Fig. S2b, Soutenir information). Ces résultats suggèrent que l'agression intraspécifique était la cause immédiate de la survie densité dépendante dans le NR. En revanche, la proportion de loup causant des mortalités était inférieure dans l'Intérieur (~ 30%) et la variation inter-annuelle n'était pas corrélée avec la densité de loup ($r = 0,20$, valeur $P = 0,53$).

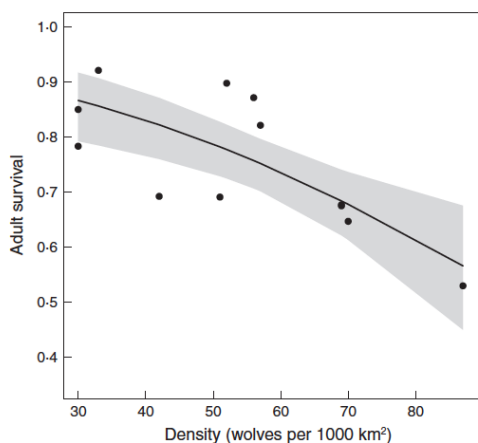


Fig. 3. Annual survival rates of adult wolves in the Northern Range as a function of wolf density in April. The intercept and slope were obtained from a model in which adult survival was modelled as a function of wolf density in April (Model 23), the zone filled with grey represent 95% confidence. Points represent mean survival estimates obtained from a model in which survival was time-dependent (Model 29).

Relations entre densité de loup, abondance de wapiti et agression sociale dans les territoires du nord

Nous avons utilisé l'abondance des wapitis comme indicateur de disponibilité alimentaire, la densité de loup en avril et le nombre de conflits intraspécifiques en tant qu'indice d'agression sociale dans le NR (Appendice S2, Informations à l'appui). Entre 1998 et 2010, 321 cas d'agression intraspécifique ont été observés dans le NR. Le modèle postulant un effet direct de la disponibilité des proies sur l'agression sociale (hypothèse de limitation des ressources; Fig. 1a) n'était pas supporté par les données (valeur $P = 0,01$). Nous avons par conséquent rejeté l'hypothèse d'une augmentation d'agression sociale en réponse à la diminution du nombre de wapitis indépendamment de la densité de loup.

En revanche, le modèle postule un effet direct de densité de loups sur l'agression sociale et un effet indirect de la disponibilité alimentaire (hypothèse de densité dépendance; Fig. 1b) était bien supporté par les données (P -value = $0,53$). Les estimations ont confirmé que la densité de loup n'était pas

limitée par le nombre de wapiti dans le NR ($h1 = -0,40 < 0$, $SD = 0,27$), et que l'agression sociale a augmenté avec la densité de loup ($h2 = 1,77 > 1$, $SD = 0,53$, Fig. 4a). La valeur moyenne estimée pour $h2$ était > 1 , ce qui suggère que le taux d'agression par loup augmente avec la densité de loup. Cependant, la non-linéarité n'était pas statistiquement significative [IC 95% pour $h2$: (0,61-2,93)], probablement en raison d'une petite taille d'échantillon. Comme les conflits se produisent généralement entre les packs plutôt qu'entre les individus, nous avons comptabilisé le nombre de packs dans la population pour quantifier les changements de taux d'agression par meute (calculé comme le nombre d'agressions intraspécifiques/nombre de meute) à mesure que la densité de loup a augmenté. Nous avons d'abord vérifié que le taux d'agression par meute n'était pas corrélé avec le nombre de meute ($r = 0,17$, P -valeur = $0,56$), ce qui a assuré que l'effet de la densité de loup sur le taux d'agression par meute ne reflète pas la corrélation existant entre la densité de loup et le nombre de meute ($r = 0,67$, valeur $P = 0,01$). Le taux d'agression par meute a nettement augmenté avec la densité de loup (Fig. 4b), ce qui soutient une augmentation du taux d'agression intraspécifique dépendante de la densité. En outre, lors de l'examen d'un modèle avec un effet additif de la densité de loup et de l'abondance du wapiti sur le nombre des conflits ($\log(\text{agression}) = b1 \cdot 9 \log(\text{density April}) + b2 \cdot 9 \log(\text{wapiti})$), seul l'effet de la densité du loup était significatif ($b1 = 1,40$, $SD = 0,53$, valeur $P < 0,02$; $b2 = 0,86$, $SD = 0,53$, valeur $P = 0,13$). Ensemble, ces résultats indiquent une augmentation de l'agression sociale liée à la densité, indépendamment de la disponibilité de la nourriture.

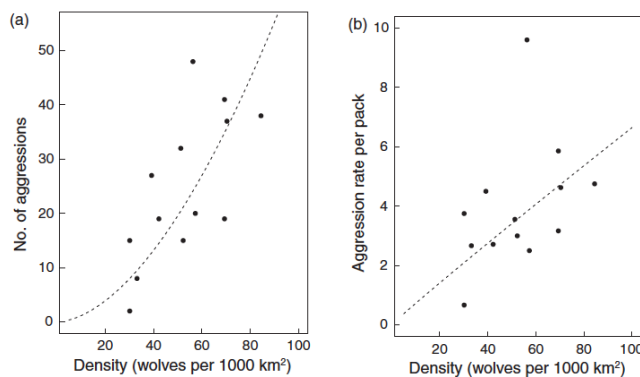


Fig. 4. Number of intraspecific aggressive interactions as a function of wolf density in April, obtained from the path analysis (a), and rate of aggression per pack calculated as the ratio of the number of intraspecific aggressions over the number of packs as a function of wolf density in April (b) in the Northern Range from 1995 to 2010. Points are observed values and dashed lines are predictions from the corresponding log-linear model.

DISCUSSION

La mortalité intraspécifique se produit chez de nombreux taxons, y compris les insectes, les oiseaux, les poissons et les mammifères (Polis 1981), c'est un régulateur de taille de population dépendant de la densité chez certaines espèces de

poissons et d'invertébrés (par exemple, le doré, Forney, 1974; scorpions du désert, Polis 1980). Chez les grands carnivores, cependant, la rareté des données démographiques à long terme a limité les tentatives permettant d'aborder ses conséquences sur la dynamique de population (mais voir Pusey & Packer 2008). Chez les loups, les cas de mortalités intraspécifiques sont une cause connue de mortalité, mais étaient auparavant pensés avoir peu d'influence sur la dynamique de population, car ils se produisent rarement dans la plupart des populations, et n'est pas nécessairement dépendant de la densité (par exemple Mech & Boitani 2003; Adams et al. 2008).

Nos résultats indiquent que dans le NR de YNP riche en proies, les agressions intraspécifiques régulent la survie des loups adultes de manière dépendante de la densité, indépendamment de la disponibilité des proies. L'effet de la densité expliquée ~ 55% des variations des taux de survie des adultes au cours de l'étude, et était mieux visible avec un effet de densité de loup en avril (avant la naissance des jeunes) plutôt qu'en décembre (y compris les louveteaux de 8 mois), ce qui est compatible avec le fait que les louveteaux sont moins influents que les adultes dans les conflits entre meutes (Cassidy 2013). En revanche, ni le ratio wapitis/loups ni l'abondance relative de wapitis vulnérables (veaux, vieilles femelles) ont affecté la survie. Les modèles ont aussi considéré l'effet additif et d'interaction de ces trois variables (résultats non montrés), mais ont reçu moins de support que le modèle avec le seul effet abondance de wapitis. Bien que l'effet abondance de wapitis sur la survie des adultes soit statistiquement significatif, il a reçu moins de soutien en termes d'AICc qu'un modèle ne comprenant que la densité de loup, et a expliqué une plus faible proportion de la déviance. La gravité hivernale (SWE), affectant auparavant les loups via son impact sur la quantité de proies vulnérables disponibles (Post et al., 1999, Vucetich et Peterson 2004), n'a pas affecté la survie. Ces résultats suggèrent que la disponibilité des proies avait peu ou pas d'influence directe sur la survie des loups adultes dans le NR pendant notre période d'étude.

Les effets de la **sévérité hivernale** et de la disponibilité des proies n'ont peut être été parfaitement évalué avec les indices utilisés dans nos analyses. En particulier, les effectifs de wapitis n'étaient pas corrigés par rapport à la visibilité. Nous sommes convaincus que la diminution du nombre de wapitis est réelle étant donné les diminutions documentées chez les adultes (Evans et al., 2006) et la survie des juvéniles (Barber-Meyer, Mech & White 2008), le climat, la chasse et la prédation (Vucetich, Smith & Stahler 2005). Une étude sur l'utilisation de l'habitat du wapiti dans le nord de Yellowstone a également révélé que « par rapport à la période pré-loup, les wapitis ont sélectionné des habitats plus ouverts après la réintroduction du loup » apparemment parce qu'ils « s'appuient sur d'autres comportements de stratégies antiprédateurs, comme le regroupement, en hiver » (Mao et al. 2005), quand les wapitis sont comptés. Ensemble, ces résultats suggèrent que le déclin observé du nombre de wapitis n'est pas dû à la diminution de la visibilité des wapitis depuis la réintroduction du loup. Nous reconnaissons également que d'autres facteurs qui ne sont pas inclus dans cette analyse, ont potentiellement influencé la survie des loups. La maladie pourrait être un facteur supplémentaire de la survie adulte dans le PNY, agissant de

manière **additive** ou en interaction avec l'effet densité, via des effets potentiels sur les besoins énergétiques et la santé nutritionnelle des individus infectés (Almberg et al. 2010, 2012). Un travail en cours explore les effets de l'infection par la maladie de Carré et la gale sarcoptique, qui n'ont pas été inclus dans cette analyse. Dans le NR, trois épidémies de maladie de Carré ont probablement affecté la croissance de la population, réduisant les taux de survie des petits (Almberg et al., 2012; Stahler et al. 2013), mais semble avoir moins d'impact sur la survie adulte, puisque moins de 3% des décès ont été attribués à la maladie pendant notre étude.

Plusieurs autres éléments de preuve suggèrent que la concurrence pour la nourriture n'était pas le principal mécanisme générant une densité dépendance des taux de survie dans le NR. D'abord, la nourriture était surabondante: la densité annuelle moyenne des wapitis (\pm SE) dans le NR au cours de l'étude ($9,3 \pm 0,86$ wapitis km^2) était de 1,11 à > 100 fois plus grande que les densités de proies dans 25 autres régions du Systèmes loups-proies Nord-Américains (y compris les cerfs, les orignaux, les caribous, les mouflons, les chèvres et les **systèmes multi-proies**; Fuller, Mech & Cochrane 2003). Malgré la diminution du nombre de wapitis, les rapports wapitis/loups sont restés élevés comparés à d'autres systèmes loups-proies, avec 161 wapitis par loup en moyenne (gamme = 67-415 wapitis/loup). Deuxièmement, les résultats de l'analyse ont indiqué que la disponibilité des proies avait peu d'influence sur l'apparition d'une agression intraspécifique, qui était la principale cause de mortalité. Le modèle de trajectoire décrivant un effet abondance de wapitis sur l'agression intraspécifique n'était pas pris en charge par les données, confirmant que l'effet de l'abondance des wapitis sur la survie était probablement un artefact de la corrélation entre l'abondance des wapitis et la densité de loups. **Enfin, les taux de survie ont diminué après 2001, lorsque tous les territoires étaient occupés sur le NR (Smith, Peterson & Houston 2003). Alors que la taille du territoire des loups diminue avec augmentation de la densité des ongulés (Fuller, Mech & Cochrane 2003), une limite inférieure a été démontrée, suggérant une taille minimale de territoire exclusif, requise pour réussir la reproduction (Jezdrzejewski et al., 2007). Dans le NR, les loups ont même déplacé leurs territoires loin de la meilleure zone de chasse, car le degré de chevauchement entre les territoires de pack a augmenté avec la densité de loups (Kauffman et al., 2007). Ensemble, ces résultats suggèrent que l'espace plutôt que la nourriture était la ressource limitante pour les loups NR.** Les niveaux accrus de mortalité intraspécifique liés à la concurrence pour l'espace est probablement la principale cause de survie dépendante de la densité dans NR, comme précédemment observé chez les espèces territoriales y compris les souris, les scorpions, les demoiselles et les brochets (Fox, 1975; Polis 1981 et ses références). Par conséquent, alors que plusieurs auteurs ont conclu que les seules limites naturelles à la densité de loup sont celles qui sont finalement imposées par la nourriture (Keith 1983; Fuller, Mech & Cochrane 2003), nos résultats soutiennent l'hypothèse que les mécanismes intrinsèques dépendant de la densité pourraient réguler les populations de loups à des densités d'ongulés élevées (Pimlott 1967, 1970; Cariappa et al. 2011).

Nos résultats suggèrent que l'agression intraspécifique peut être un important mécanisme de régulation de population de carnivores, bien qu'il ait reçu peu d'attention par rapport à d'autres mécanismes de régulation, y compris une dominance sociale, une disponibilité alimentaire, la dispersion et l'inhibition de la reproduction de subordonnés (Fuller, Mech & Cochrane 2003). La variation des taux de survie des adultes dans le NR était substantielle pour une population non chassée (0,55-0,92), et susceptible d'influer sur le taux de croissance démographique, car le déclin commence lorsque les taux de mortalité naturelle sont > 30% (Fuller 1989). La survie des adultes devrait tomber en dessous de 0,7 au-dessus de 65 loups/1000 km², une constatation qui est compatible avec les résultats de Cariappa et al. (2011) qui suggèrent que les mécanismes de régulation densité dépendant imposent une limite supérieure de 69 loups/1000 km², bien que d'autres travaux soient nécessaires pour quantifier la contribution de la variation des taux de survie sur la croissance démographique. Une hypothèse avancée par Polis (1981) est que la mortalité intraspécifique pourrait être un mécanisme qui réduit la taille de la population avant de subir une pénurie aiguë de ressources qui provoque un stress physiologique sévère. Puisque la mortalité directe et l'agression intraspécifique immédiate ont un fort potentiel pour limiter le taux de croissance démographique, elle pourrait faciliter une réponse numérique rapide si le déclin du troupeau de wapitis de la partie nord de Yellowstone continuait. Contrairement à d'autres causes de mortalités naturelles (par exemple la famine et la maladie) qui touche les jeunes, les adultes plus âgés (souvent les reproducteurs) sont plus agressifs lors des conflits entre meutes, et ont donc un risque plus élevé (Cassidy 2013).

Dans cette étude, les taux de survie selon l'âge ont diminué après l'âge de 6 ans, ce qui concorde avec les résultats antérieurs pour cette population (MacNulty et al., 2009), mais sans effet d'âge chez les jeunes loups (1-6 ans). Ce modèle pourrait résulter du risque de mortalité lors des conflits interpack pour les individus âgés, qui sont souvent dominants, ou d'une plus faible survie de dispersion où les jeunes loups ne peuvent apparaître que dans les populations de loups récoltés (Pletscher et al., 1997). Comme la perte du reproducteur peut induire la dissolution de la meute, le désavantage compétitif, l'échec de la reproduction et une survie réduite des autres membres de la meute (Brainerd et al. 2008; Cassidy 2013), de tels effets sont susceptibles d'être moins **compensatoire** que la famine ou la mortalité induite par la maladie. De plus, les petites meutes ont un succès de la chasse d'élan réduit (MacNulty et al., 2012) et les membres d'une meute (<5 individus) présentent un risque accru de mortalité lors de conflits entre meutes (Smith et al., 2010; Cassidy 2013). Ainsi, nous attendons que l'effet densité affaiblisse la survie individuelle lorsque la taille de la meute augmente, et plus encore avec la diminution de la disponibilité des proies. Cela pourrait finalement réduire la prévalence, la permanence, et le succès des petites meutes. À long terme, la diminution de la disponibilité des proies, pourrait également conduire à une diminution de la survie des louveteaux (Fuller, Mech & Cochrane 2003) et à une augmentation des taux de dispersion des yearlings (Hayes et Harestad, 2000); en fin de compte, réduire la densité de loup et ainsi diminuer la **force** des mécanismes de dépendance de densité agissant sur la

survie. Les densités de loup relativement faibles pourraient expliquer le manque de taux de survie dépendants de la densité dans d'autres systèmes. En effet, les densités de loups en hiver rapportées dans la littérature dépassent rarement 40 loups 1000 km², alors qu'elle était de 65 loups/1000 km² en moyenne dans le NR, culminant à 98 loups/1000 km², soit la densité la plus élevée jamais enregistrée pour une population de loups en Amérique du Nord (Fuller, Mech & Cochrane 2003). Pour certaines populations, des taux de récolte élevés peuvent maintenir potentiellement le nombre de loups en dessous des niveaux déterminés par la disponibilité de nourriture (Ballard, Whitman & Gardner 1987), diminuant ainsi la force de la densité dépendance. Cependant, la survie du loup peut rester indépendante de la densité même quand la mortalité anthropique modérée ne limite pas nombre de loups (Adams et al., 2008, Murray et al., 2010). Comme les loups peuvent cibler une grande variété d'espèces proies selon leur répartition géographique (Fuller, Mech & Cochrane 2003), les différences de disponibilité et d'utilisation des proies peuvent expliquer les différences entre le NR et d'autres systèmes. Dans l'intérieur de YNP, la survie était indépendante de la densité et l'élimination intraspécifique était moins fréquente que dans le NR (30% vs 41%) malgré aucune mortalité d'origine anthropique et une disponibilité réduite de l'espèce proie préférée (cerf wapiti, Smith et al. 2004; Metz et al. 2012). Ces résultats suggèrent que différents mécanismes pourraient gouverner la dynamique de population de loups dans différentes conditions environnementales (Cariappa et al. 2011).

Lorsque la nourriture est limitante, la variation du taux de croissance de la population devrait être conduit dans une plus grande mesure par la variation annuelle du recrutement (y compris les taux de survie des louveteaux et les taux de dispersion), que par la variation de la survie adulte (Gaillard & Yoccoz 2003, Patterson & Murray 2008). Ces prédictions sont largement soutenues par des données empiriques provenant de populations nord-américaines montrant que la variation annuelle du taux de croissance démographique était principalement expliqué par la diminution de la survie des louveteaux pendant l'hiver et par l'augmentation des taux de dispersion en réponse à une diminution de disponibilité alimentaire, tandis que les taux de survie (mis à part les mortalité) ont montré peu de variation et sont apparus indépendant de la densité (Fuller 1989, Bergerud & Elliott 1998; Hayes et Harestad 2000; Fuller, Mech et Cochrane 2003; Adams et al. 2008). Ainsi, une réduction des taux de recrutement pourraient maintenir de faibles densités de loups dans les populations subsistant sur des proies de faible densité, alors que les taux de survie densité dépendant ne peuvent survenir que lorsque la densité des proies est élevée et la mortalité causée par l'homme est faible comme dans le NR.

Les loups vivant principalement dans le Yellowstone qui quittent parfois le parc sont maintenant confrontés à un risque accru de mortalité humaine due à la chasse adjacente au parc. Sous des conditions de densité dépendance, la théorie prédit que les populations devraient compenser les niveaux de mortalité anthropique faibles à modérés par des diminutions de mortalité naturelle et/ou par une augmentation du recrutement pour atténuer les effets sur les taux de croissance

de la population (par exemple Lebreton 2005). Le débat sur la nature compensatoire de la mortalité anthropique est en cours, avec quelques études suggérant pleinement à partiellement des effets compensatoires secondaires (Murray et al., 2010) et d'autres effets additifs ou même super-additifs (Creel & Rotella 2010). Si une compensation peut se produire, des preuves empiriques suggèrent que la dispersion est probablement le mécanisme principal à travers lequel les loups peuvent compenser l'exploitation humaine, considérant que les réponses à la mortalité naturelle semblent peu ou pas jouer de rôle dans la compensation des récoltes (Bergerud & Elliott 1998; Hayes et Harestad 2000; Adams et al. 2008; Gude et al. 2012). Cependant, on sait peu de choses sur les changements de mortalité naturelle en réponse à la mortalité anthropique au sein de la même population.

Notre conclusion sur les taux de survie densité dépendant dans le NR offre l'une des nécessaires conditions d'indemnisation par diminution de la mortalité naturelle, mais le potentiel d'indemnisation dépend principalement du taux et de la sélectivité de ces deux sources de mortalité, qui doivent encore être étudiées. Par exemple, en fonction de l'âge et du statut (reproducteur ou non-reproducteur, résident ou disperseur) d'individus morts de combats intraspécifiques et de causes anthropiques, à la fois les sources de mortalité pourraient être compensatoires ou non (Lebreton 2005).

De plus, la récolte peut avoir d'autres effets sur la dynamique de la population en déstabilisant les structures (Brainerd et al., 2008). Compte tenu de l'importance de ce problème d'un point de vue conservation et gestion, les travaux futurs devraient viser à évaluer le potentiel de sources de mortalité anthropiques et naturelles à interagir, en surveillant les changements dans les taux vitaux spécifiques selon l'âge, la composition de la meute et la dynamique des conflits inter-pack en réponse à l'augmentation du risque de mortalité anthropique due à la chasse adjacente au parc.



Sarah Cubaynes

Université de Montpellier | UM1 · Laboratoire Mécanismes Moléculaires dans les Démences Neurodégénératives (MMDN)

.il 24.30 · PhD