

Les loups influencent les mouvements des wapitis : le comportement façonne une cascade trophique dans le parc national de Yellowstone

Ecology, 86(5), 2005, pp. 1320–1330
© 2005 by the Ecological Society of America

WOLVES INFLUENCE ELK MOVEMENTS: BEHAVIOR SHAPES A TROPHIC CASCADE IN YELLOWSTONE NATIONAL PARK

DANIEL FORTIN,^{1,4} HAWTHORNE L. BEYER,¹ MARK S. BOYCE,¹ DOUGLAS W. SMITH,² THIERRY DUCHESNE,³
AND JULIE S. MAO¹

¹*Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canada*

²*Yellowstone Center For Resources, Yellowstone National Park, P.O. Box 168, Mammoth, Wyoming 82190, USA*

³*Département de mathématiques et de statistique, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4, Canada*

Résumé

Une cascade trophique a récemment été signalée entre les loups, les wapitis et les trembles dans le nord de l'aire d'hivernage du parc national de Yellowstone, au Wyoming, aux États-Unis, mais les mécanismes des interactions indirectes au sein de cette chaîne alimentaire n'ont pas encore été établis. Nous avons cherché à savoir si la **cascade trophique** observée pouvait avoir une base comportementale en explorant les facteurs environnementaux influençant les mouvements de 13 wapitis femelles équipées de colliers radio GPS. Nous avons développé une approche statistique simple qui peut dévoiler l'influence simultanée de plusieurs caractéristiques environnementales sur les mouvements des animaux. Les parcours des wapitis se déplaçant sur leur aire d'hivernage ont été décomposés en étapes, qui correspondent au segment de ligne droite entre des emplacements successifs à intervalles de 5 heures. Chaque étape observée a été jumelée à 200 étapes aléatoires ayant le même point de départ, mais différant en longueur et/ou en direction. Les comparaisons entre les caractéristiques des étapes observées et aléatoires à l'aide de la régression logistique conditionnelle ont été utilisées pour modéliser les caractéristiques environnementales influençant les schémas de déplacement. Nous avons constaté que les déplacements des wapitis étaient influencés par de multiples facteurs, tels que la distance par rapport aux routes, la présence d'une pente raide le long de la marche et le type de couverture dans laquelle ils se terminent. L'influence du type de couverture sur les déplacements des wapitis dépendait de la distribution spatiale des loups dans le nord de l'aire d'hivernage du parc. Dans les zones peu fréquentées par les loups, la préférence relative pour l'emplacement du point final des marches suivait : tremblais > zones ouvertes > forêts de conifères. Au fur et à mesure que les risques de rencontre avec les loups augmentaient, la préférence des wapitis pour les tremblais diminuait progressivement, et la sélection devenait plus forte pour les marches se terminant dans les forêts de conifères dans les zones où les loups sont très présents. Notre étude clarifie les mécanismes comportementaux impliqués dans la cascade trophique du système loup-wapiti-tremble de Yellowstone : les wapitis réagissent à la présence de loups sur leur aire d'hivernage par une modification de la sélection de l'habitat, qui entraîne une réduction locale de l'utilisation du tremble par les wapitis.

INTRODUCTION

Les carnivores peuvent avoir une profonde influence sur la structure et la fonction des systèmes écologiques. Non seulement les prédateurs peuvent réguler directement les populations de leurs

proies (Gasaway et al. 1983, Boertje et al. 1996, Eberhardt 1997), mais ils peuvent également modifier les modèles de production primaire en influençant les interactions plantes-herbivores (McIntosh et Townsend 1996, Beckerman et al. 1997, Schmitz et al. 1997). **Les effets indirects des carnivores sur les populations de plantes sont qualifiés de cascade trophique** (Beckerman et al. 1997). Bien que l'existence de telles forces descendantes sur les réseaux alimentaires ait été largement démontrée (par exemple, Marquis et Whelan 1994, Mc-Laren et Peterson 1994, Peacor et Werner 2000, Ripple et al. 2001, Beschta 2003, Schmitz 2003), moins de recherches ont été consacrées à la clarification des processus par lesquels les carnivores peuvent influencer la végétation. En effet, la plupart des études tentent d'exposer les cascades trophiques de manière statistique sans révéler les mécanismes sous-jacents (Schmitz et al. 2000). Par exemple, McLaren et Peterson (1994) n'ont fourni que des preuves corrélatives de cascades trophiques entre les loups (*Canis lupus*), les élans (*Alces alces*) et les sapins baumiers (*Abies balsamea*) (Schmitz et al. 2000), ce qui peut conduire à des conclusions erronées (Boyce et Anderson 1999).

Des preuves circonstanciées similaires d'une **cascade trophique** provoquée par les loups ont été rapportées dans le parc national de Yellowstone (YNP). Le recrutement du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*, un arbre à feuilles caduques) dans la sur-histoire a essentiellement cessé entre 1927 et 1995, lorsque les loups étaient absents du YNP (Ripple et Larsen 2000). Depuis la réintroduction du loup en 1995-1996, l'utilisation des tremblaies par les wapitis (*Cervus canadensis*) sur leur aire d'hivernage semble avoir été influencée par la distribution spatiale des risques de prédation (voir planche 1). On a observé des comptes de crottes de wapiti plus faibles dans les zones à forte utilisation de loups que dans les zones à faible utilisation de loups, et les peuplements de trembles associés aux habitats riverains/prés humides ont des drageons plus longs dans les zones à forte utilisation de loups que dans les zones à faible utilisation de loups (Ripple et al. 2001). L'existence d'une cascade trophique provoquée par les loups (Ripple et al. 2001) peut avoir des implications importantes en termes de gestion et de conservation. Le tremble a décliné au cours du siècle dernier dans le YNP (Romme et al. 1995, Huff et Varley 1999, Ripple et Larsen 2000), comme dans d'autres parties des Montagnes Rocheuses (Boyce 1989, White et al. 2003). Les peuplements de trembles risquent de disparaître de nombreux parcs nationaux des Rocheuses (voir White et al. 2003). Le déclin du tremble semble être le résultat de multiples facteurs (Romme et al. 1995), parmi lesquels **l'herbivorie** des wapitis a joué un rôle central (Huff et Varley 1999, Ripple et Larsen 2000). Clarifier l'effet en cascade des loups sur les peuplements de trembles pourrait donc contribuer à maintenir l'intégrité à long terme des écosystèmes des Rocheuses.

Bien que Ripple et al. (2001) aient fourni des hypothèses intéressantes pour expliquer la variation spatiale des interactions wapiti-tremble, leur étude n'était pas conçue pour dévoiler les mécanismes sous-jacents des cascades trophiques. Dans les chaînes alimentaires à trois niveaux, les prédateurs supérieurs peuvent influencer la production primaire nette non seulement en diminuant l'abondance de leurs proies herbivores (Dyer et Letourneau 1999), mais aussi en modifiant le comportement de recherche de nourriture et la distribution des proies (McIntosh et Townsend 1996, Beckerman et al. 1997, Schmitz et al. 1997). Les compromis entre l'accès aux ressources et la minimisation des risques de prédation peuvent influencer les décisions comportementales des proies, telles que le moment de leur activité, l'intensité avec laquelle elles exploitent les parcelles de nourriture, et leur sélection de nourriture et d'habitat (Edwards 1983, Brown et Morgan 1995, Beckerman et al. 1997, Schmitz et al. 1997, Grand et Dill 1999). Bien que les effets non létaux des prédateurs puissent avoir une influence encore plus forte sur les réseaux alimentaires que les effets

létaux (Beckerman et al. 1997), peu d'études ont essayé de démêler le rôle des facteurs comportementaux dans la formation des communautés (McIntosh et Townsend 1996).



Planche 1. Wapitis et trembles dans la chaîne de montagnes du nord de Yellowstone. Le tremble est un des fourrages préférés des wapitis en hiver, mais les loups peuvent modifier la préférence des wapitis pour le tremble. Crédit photo : J. Mao

Étant donné que la **pression d'abrouissement** exercée sur les trembles du YNP semble être liée à la distribution des wapitis (Ripple et al. 2001), les mécanismes de cette cascade trophique devraient être liés aux facteurs contrôlant les **mouvements** des wapitis dans le parc. **Les mouvements des animaux résultent de compromis entre de multiples composantes de l'environnement.** Néanmoins, les études sur les déplacements des animaux examinent généralement l'effet potentiel d'un seul aspect de l'hétérogénéité du paysage sur le déplacement des animaux (par exemple, Harrison 1989, Zollner et Lima 1999, Schultz et Crone 2001). Cette approche limitée pourrait être due, en partie, au manque d'outils analytiques simples permettant d'extraire des règles de mouvement empiriques à partir des observations sur le terrain. Compte tenu de l'influence potentielle des compromis sur les mouvements individuels, il est important de tenir compte de multiples aspects de l'hétérogénéité du paysage avant de tirer des conclusions sur les effets spécifiques des loups sur les mouvements et la distribution spatiale des wapitis. Dans cet article, nous présentons une approche statistique simple qui permet d'exposer les multiples composantes d'environnements complexes influençant les mouvements des animaux. Nous utilisons ensuite les règles de mouvement probabilistes extraites avec cette méthode pour examiner si la cascade trophique observée dans la chaîne alimentaire loup-wapiti-tremble du YNP peut être structurée par l'influence des loups sur les mouvements des wapitis en hiver. Plus précisément, nous envisageons deux hypothèses non exclusives qui pourraient conduire aux schémas spatiaux d'utilisation des trembles rapportés sur le domaine hivernal des wapitis (Ripple et al. 2001) : **(1)** les wapitis évitent de se déplacer dans les zones où l'utilisation des loups est relativement élevée, et **(2)** les wapitis répondent différemment à la distribution de l'habitat lorsqu'ils se déplacent dans des zones où l'utilisation des loups est élevée ou faible.

MÉTHODES

Zone d'étude et animaux

Cette étude s'est déroulée dans le parc national de Yellowstone (YNP), au Wyoming, aux USA, du 6 février 2001 au 4 février 2002. L'altitude du parc varie de 1500 m à 3000 m. Les précipitations annuelles à Mammoth (au nord-ouest du YNP) sont en moyenne de 41,5 cm ; la température quotidienne moyenne est de 7,3°C en janvier et de 18,3°C en juillet (Merrill et Boyce 1991). En hiver, les wapitis se rassemblent dans la partie nord du parc, que l'on appelle l'aire d'hivernage nord de Yellowstone. L'aire d'hivernage du nord est caractérisée par des prairies et des prairies arbustives avec des peuplements d'arbres isolés, dont la plupart des peuplements de trembles du YNP (Romme et al. 1995). Une description générale du parc peut être trouvée dans Meagher (1973) et Houston (1982), et une description détaillée de la végétation du YNP est fournie par Despain (1990).

Nous avons suivi les déplacements de 13 wapitis femelles équipées de colliers émetteurs GPS (11 colliers GPS de Telonics, Mesa, Arizona, USA, et deux colliers de Advanced Telemetry Systems Inc. [ATS], Isanti, Minnesota, USA). Les wapitis ont été relocalisés toutes les cinq heures, un horaire qui, avec le temps, répartit les relocalisations tout au long de la journée. Les individus ont été suivis lorsqu'ils occupaient l'aire d'hivernage du nord, c'est-à-dire du 6 février 2001 au 23 mai 2001 ($n = 13$ wapitis suivis pendant cette période) et du 13 octobre 2001 au 4 février 2002 ($n = 11$ wapitis suivis, en raison du mauvais fonctionnement de deux colliers radio Telonics à la fin du premier hiver).

Analyse statistique du mouvement des animaux : un modèle cas-témoin

Estimation des paramètres et variances robustes

Caractérisation des étapes à partir des variables du paysage

Données sur le loup

Coûts énergétiques de la locomotion

Indépendance des mouvements des wapitis porteurs de colliers émetteurs

RÉSULTATS

L'évaluation des emplacements simultanés de toutes les paires possibles de wapitis femelles porteurs de colliers radio ($n = 78$ paires) a révélé une distance médiane entre les individus de 16,6 km pendant les hivers 2000-2001 et 2001-2002. Les wapitis #1 et #4 ont passé 16% du temps dans le même troupeau durant l'hiver 2000-2001, alors que les wapitis #2 et #9 ont passé 6% de leur temps ensemble durant cet hiver. Toutes les autres paires de wapitis ont passé <3 % (médiane de 0 %, dans l'ensemble, pour les 78 paires d'individus) de leur temps dans le même troupeau pendant l'un ou l'autre des deux hivers. Ainsi, les déplacements des wapitis munis de colliers émetteurs étaient généralement indépendants entre les individus, et ont été considérés comme tels dans nos analyses.

L'autocorrélation entre les pas successifs a eu un impact important sur les estimations de l'erreur standard de la plupart des variables du paysage dans notre SSF ; les variances robustes étaient jusqu'à 2,1 fois celles des variances « naïve » associées (voir le rapport SE ; tableau 1). En considérant sa variance robuste, nous avons constaté que les coûts énergétiques de la locomotion n'influençaient pas significativement la sélection des pas ($P = 0,16$). Cette variable était principalement fonction des conditions de neige, avec 88% ($r = 0,94$, $n = 1\ 218\ 067$) de la variation

des coûts énergétiques le long des étapes directement liées aux changements de l'équivalent en eau de la neige moyenne (c'est-à-dire l'épaisseur de la neige \times la densité). Les coûts énergétiques de la locomotion ont donc été supprimés du modèle final de la SSF (tableau 1).

Nos analyses ont révélé que les mouvements des wapitis étaient influencés par de multiples composantes de leur environnement (tableau 1). En fait, la SSF a fourni des règles de mouvement probabilistes pour les wapitis, où le choix d'une étape donnée dépend de l'ensemble des options disponibles à l'emplacement de l'animal. Les routes ont eu des effets non linéaires significatifs sur les déplacements des wapitis. En supposant que les autres facteurs environnementaux restent constants, les wapitis sont moins susceptibles de se déplacer parallèlement à la route la plus proche ou de s'en éloigner lorsque celle-ci se trouve à $\leq 6,6$ km, mais ils sont plus susceptibles de se déplacer vers la route lorsque celle-ci se trouve à $>6,6$ km (Fig. 2). La distance moyenne entre les wapitis porteurs de colliers radio et la route la plus proche variait de 0,61 à 2,4 km (\bar{X} 1,5 km, $n = 13$ wapitis), et seuls quatre des 13 individus se trouvaient à $>6,6$ km d'une route en hiver. Les pentes plus raides que $\sim 65^\circ$ (c'est-à-dire >20 m verticaux pour 10 m de déplacement horizontal) entravaient négativement les déplacements (tableau 1).

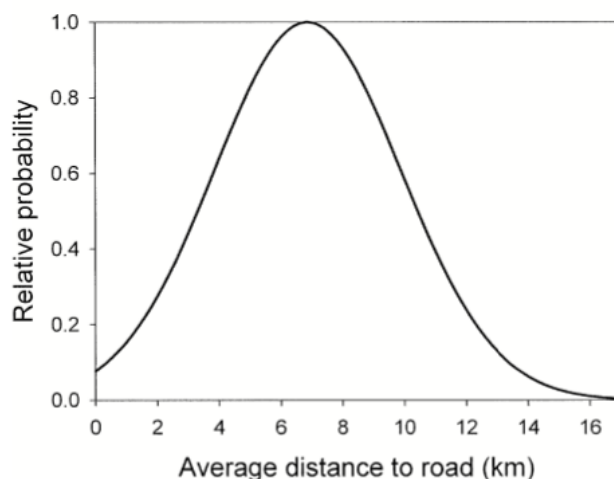


FIG. 2. Probabilité relative (entre 0 et 17 km) qu'un wapiti choisisse un pas donné dans son aire d'hivernage, compte tenu de sa distance par rapport à la route la plus proche, calculée à partir du modèle SSF (Step Selection Function) présenté au tableau 1. Les wapitis étaient plus susceptibles de choisir des marches dirigées vers la route la plus proche plutôt que de s'en éloigner ou d'être parallèles à celle-ci lorsqu'ils se trouvaient à une distance $>6,6$ km, mais ils étaient moins susceptibles de le faire lorsqu'ils se trouvaient à une distance $<6,6$ km

Les wapitis évitaient généralement les marches dans les zones composées d'une grande proportion de forêt de conifères (tableau 1). De plus, les marches dans certains types d'habitat de façon disproportionnée par rapport aux attentes alléatoires ($Tremble_{end}$ et $Forêt_{end}$; Tableau 1). Par rapport à W_{avg} , la transformation W_{avg}^3 a conduit à une augmentation de 25% en moyenne de la statistique χ^2 du test de Wald « robust » pour l'hypothèse que toutes les variables liées au loup n'ont pas d'effet.

Cela s'explique par le fait que W_{avg}^3 a pris en compte les effets non linéaires de la répartition des loups sur les déplacements des wapitis. Le modèle final est donc basé sur la transformation W_{avg}^3 (Tableau 1). Nous avons observé que la sélection des types de couverture variait avec les risques relatifs de rencontrer un loup le long d'une étape ($tremble_{end} \times W_{avg}^3$ et $forêt_{end} \times W_{avg}^3$, tableau 1). Dans les zones faiblement utilisées par les loups (indice de loup de $<0,72$; Fig. 3), les marches étaient plus susceptibles de se terminer dans des zones ouvertes que dans des zones de forêts de

conifères, mais étaient moins susceptibles de se terminer dans des zones de forêts de conifères, mais moins souvent dans des zones ouvertes que dans les peuplements de trembles (Fig. 3). Avec l'augmentation de W^3_{avg} , l'affinité d'un wapiti moyen pour les marches se terminant dans des peuplements de trembles a été progressivement remplacée par une préférence pour les marches se terminant dans des zones de forêt de conifères. En conséquence, un changement dans la sélection pour les types de couverture a été observé entre l'indice du loup $<0,72$ et $>0,98$ (Fig. 3). La variable W^3_{avg} n'était pas significative en soi, mais elle est restée dans le modèle final car elle fait partie d'interactions significatives (c'est-à-dire $Tremble_{end} W^3_{avg}$, $Forêt_{end} W^3_{avg}$). Enfin, une augmentation de W^3_{avg} n'a généralement pas diminué la probabilité que les wapitis choisissent ces étapes (tableau 1), comme l'indique l'association positive entre notre indice de loup et la probabilité que les wapitis effectuent des étapes se terminant dans les deux types de couverture végétale les plus répandus (c'est-à-dire les zones ouvertes et les forêts de conifères, figure 3).

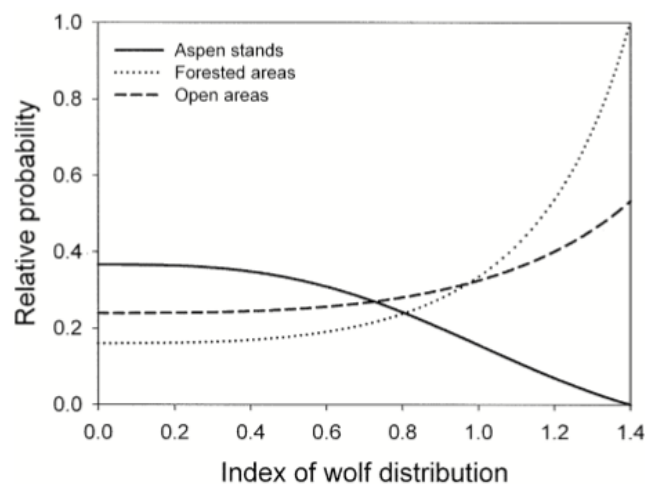


FIG. 3. Probabilité relative que les wapitis choisissent des étapes se terminant dans divers types d'habitats lorsqu'ils se déplacent sur leur aire d'hivernage, en fonction d'un indice de loup moyen le long de l'étape de l'individu. Les probabilités relatives reflètent la gamme des indices de loup de 0 à 1,4 (c'est-à-dire de l'absence de loups aux zones à forte et faible utilisation de loups) et ont été calculées à partir du modèle SSF fourni dans le tableau 1

DISCUSSION

Nos résultats démontrent que la **cascade trophique** mise en évidence pour le système loup-wapitis-tremble du YNP (Ripple et al. 2001) a une base comportementale dans les schémas de déplacement des wapitis façonnés par la distribution des loups. De multiples attributs biotiques et abiotiques de l'hétérogénéité du paysage ont influencé les mouvements des wapitis dans le YNP.

Les schémas de déplacement reflétaient des compromis entre des objectifs individuels, tels que la nécessité d'occuper certains types de couverture d'habitat et d'éviter des obstacles majeurs (par exemple, des pentes raides) ou la prédation des loups.

Analyse du mouvement des animaux : Fonctions de sélection des étapes

Les biais extrinsèques aux mouvements des wapitis ont été évalués par une comparaison entre les étapes observées et les étapes aléatoires. L'approche statistique est basée sur la régression logistique conditionnelle, et a été inspirée par des études de sélection de ressources ayant une conception cas-témoin (par exemple, Compton et al. 2002, Boyce et al. 2003 ; voir aussi Manly et al. 2002). Notre procédure est cependant nouvelle, car nous comparons des segments de paysage au lieu de lieux (Arthur et al. 1996, Boyce et al. 2003) ou de zones (Johnson et al. 2002). En conséquence, nous

avons explicitement pris en compte les caractéristiques du paysage que les animaux auraient été susceptibles de rencontrer sur leur chemin. Ces caractéristiques environnementales pourraient influencer la probabilité de trouver des wapitis à des endroits donnés, indépendamment des attributs spécifiques de ces endroits. Par exemple, notre étude indique que, dans les zones peu fréquentées par les loups, les wapitis devraient choisir une étape se terminant dans un peuplement de trembles, sauf s'ils doivent négocier une pente raide pour y arriver (tableau 1). En supposant que l'atteinte d'un peuplement de trembles à partir de l'emplacement de l'animal nécessiterait de traverser une pente raide, les chances seraient alors plus élevées que le wapiti évite la pente raide et termine sa course dans une zone ouverte. De telles différences de sélection dues à la présence d'éléments du paysage le long des pas des animaux n'ont pas été prises en compte dans les études sur la sélection des habitats.

Nous avons quantifié les caractéristiques du paysage le long des lignes droites comprenant chaque étape. Cette méthode n'est cependant pas basée sur l'hypothèse rigoureuse que les wapitis ont suivi des lignes droites du début à la fin de leurs pas. En fait, les SSF indiquent seulement que la sélection des pas est liée aux caractéristiques de certains éléments du paysage situés entre leurs points de départ et d'arrivée, et non que les animaux ont nécessairement emprunté ce chemin. D'autre part, les caractéristiques environnementales situées directement le long des marches sont identifiées comme influençant le mouvement des animaux, probablement parce qu'elles reflètent bien les chemins réellement utilisés par les animaux. Cela peut être dû soit au fait que les animaux ont effectivement suivi de plus près les segments de ligne droite constituant les marches, soit au fait que l'autocorrélation spatiale (voir Boyce et al. [2003] pour l'autocorrélation de nombreuses variables du paysage dans le YNP) des variables du paysage est telle que les chemins réels ont des caractéristiques similaires à celles des marches correspondantes. En conséquence, nous pouvons nous attendre à ce que la SSF soit moins susceptible de détecter les biais extrinsèques aux mouvements des animaux lorsque l'intervalle de temps entre les relocalisations successives augmente.

Étant donné que les facteurs environnementaux causant des écarts par rapport aux attentes aléatoires des mouvements des animaux sont identifiés à partir d'une comparaison entre les pas utilisés et les pas aléatoires, les règles utilisées pour placer les pas aléatoires dans le paysage sont cruciales pour l'estimation des SSF, comme elles le sont pour d'autres études de sélection (Arthur et al. 1996, Boyce et al. 2003). Nous avons tiré des marches aléatoires à partir de distributions observées de longueurs et d'angles de rotation, comme pour les modèles de marche aléatoire corrélée (e.g., Turchin 1998, Morales et Ellner 2002, Fortin 2003). Cette approche diffère cependant des études de sélection des ressources dans lesquelles les emplacements aléatoires sont tirés de distributions uniformes (Arthur et al. 1996, Johnson et al. 2002), dans une gamme de distances qui peut capturer, par exemple, 80% de la longueur de pas observée (Boyce et al. 2003). Bien que la prise en compte de distributions uniformes des longueurs de pas puisse être adéquate pour des études de sélection ponctuelles, cette approche pourrait introduire des biais dans la FSS, en particulier si la médiane diffère entre les distributions observées et aléatoires des longueurs de pas. Les longueurs de pas présentent souvent des distributions leptokurtiques (cf. Fraser et al. 2001), où quelques pas très longs sont observés, mais la plupart des déplacements sont plutôt courts (Fig. 1). Par conséquent, le tirage aléatoire de la longueur des pas à partir d'une distribution uniforme allant de 0 m jusqu'à une distance qui comprend 80% de la longueur des pas entraînerait des pas médians beaucoup plus longs pour la distribution des pas aléatoires que pour les pas observés. En conséquence, la présence de certaines caractéristiques du paysage, telles que des

pententes raides, devrait être détectée plus souvent pour les pas aléatoires que pour les pas observés, simplement parce que les pas aléatoires auraient tendance à être plus longs. Cette différence pourrait conduire à des coefficients significatifs pour certaines caractéristiques du paysage qui pourraient ne pas refléter la sélection animale. Par conséquent, il semble plus approprié de déterminer les points d'arrivée à partir des distributions observées de la longueur des pas.

On peut également s'attendre à ce que les angles de rotation s'écartent d'une distribution uniforme. Les angles de rotation sont généralement biaisés vers 0 parce que les organismes ont une propension à continuer à se déplacer dans une direction donnée (persistance directionnelle). La persistance directionnelle est considérée comme interne aux organismes (Bovet et Benhamou 1991), et une telle influence intrinsèque sur le mouvement des animaux peut conduire à une interprétation erronée de l'influence de l'hétérogénéité de l'habitat sur les modèles de mouvement (Turchin 1998 : 168). **La persistance directionnelle doit donc être prise en compte dans les études sur les mouvements des animaux** (Schultz et Crone 2001). Nous avons tenu compte des biais internes en tirant la direction des pas aléatoires à partir de distributions d'angles de rotation constituées de toutes les observations sur l'aire d'hivernage du nord. Étant donné que nous avons estimé ces distributions d'angles de rotation en regroupant les observations effectuées dans de multiples types d'habitats, à toutes les périodes de la journée, sur de longues périodes (deux hivers), et pour des animaux multiples occupant différents domaines vitaux, nous pensons que le biais vers 0 qui était encore observé pour les angles de rotation (par exemple, Fig. 1) illustre la propension des organismes à continuer à se déplacer dans une direction donnée. Bien qu'il n'existe pas de méthode parfaite pour tenir compte des biais intrinsèques (Turchin 1998), notre approche devrait permettre d'identifier des facteurs influençant le mouvement des animaux au-delà de la persistance directionnelle. Nous pensons que les SSF constituent une approche statistique simple, mais puissante, pour identifier les caractéristiques environnementales qui attirent ou repoussent les organismes qui se déplacent dans des paysages hétérogènes ; cette technique devrait donc faciliter les études empiriques des facteurs qui contrôlent la distribution des animaux dans des environnements complexes.

Attributs du paysage influençant les déplacements des wapitis dans le parc national de Yellowstone

La SSF a identifié de multiples caractéristiques de l'environnement influençant les mouvements des wapitis femelles dans le YNP. **Tout d'abord, la présence de pentes raides diminue la probabilité que les wapitis fassent ce pas.** Les zones situées à proximité des routes pourraient être plus sûres pour les wapitis, car les loups ont tendance à rester à l'écart de ces infrastructures (Mladenoff et al. 1999). Néanmoins, il était généralement peu probable que les wapitis fassent des mouvements en direction de la route la plus proche. D'autres études ont également rapporté la tendance des wapitis à rester à l'écart des routes utilisées par les véhicules motorisés, qui façonnent leur distribution dans de nombreux paysages (voir Rowland et al. 2000). Les wapitis étaient de plus en plus enclins à se diriger vers la route la plus proche à mesure qu'ils s'en éloignaient de >6,6 km. Dans le YNP, les routes suivent le fond de la vallée qui longe l'aire de répartition hivernale du nord. Par conséquent, pour s'éloigner davantage de la route la plus proche lorsqu'elle se trouve à >6,6 km, les wapitis devraient grimper dans les montagnes, où les températures sont plus froides et où la neige plus épaisse rend les déplacements et la recherche de nourriture plus difficiles. La sélection de l'aire d'hivernage par les wapitis est en partie liée à la recherche de conditions d'enneigement favorables (Sweeney et Sweeney 1984). **Par conséquent, la non-linéarité des effets des routes sur les déplacements hivernaux des wapitis semble refléter un compromis entre le fait d'éviter les**

perturbations humaines et de profiter du climat et des conditions associés aux vallées du nord de l'aire de répartition. D'autre part, les coûts énergétiques de la locomotion, qui reflètent largement la distribution spatiale de l'équivalent en eau de la neige, n'ont pas influencé de manière significative les déplacements des wapitis. Étant donné l'intervalle de 5 heures entre les radiolocalisations successives, cette absence de sélection détectable devrait surtout refléter les décisions associées aux différences locales (c'est-à-dire à quelques centaines de mètres près) plutôt que régionales (par exemple, le fond de la vallée par rapport aux montagnes environnantes) dans les conditions de neige.

Les déplacements des wapitis ont été influencés par la distribution spatiale des types de couverture végétale dans le paysage. Le tremble était le type de couverture préféré des wapitis se déplaçant dans les zones peu utilisées par les loups de leur aire d'hivernage. Les fonctions de collecte de ressources basées sur 93 wapitis équipés de colliers radio VHF, qui ont été suivis en même temps que notre étude des déplacements, ont confirmé la préférence hivernale des wapitis du YNP pour les peuplements de trembles par rapport aux zones ouvertes et aux forêts de conifères (Mao et al. 2005). Le tremble offre un fourrage de haute qualité (Hobbs et al. 1982, Jelinski et Fisher 1991), et les wapitis consomment les extrémités des pousses de tremble ainsi que l'écorce des arbres matures (Romme et al. 1995). Les études sur les wapitis menées dans les Rocheuses font généralement état d'une préférence relative de l'habitat pour les prairies > les trembles > les conifères (revue par White et al. 2003), un classement également attendu pour les wapitis du YNP, mais seulement lorsque les wapitis se trouvent dans des zones d'utilisation intermédiaire par les loups de leur aire d'hivernage septentrionale (Fig. 3). En effet, à mesure que le risque de rencontrer des loups augmentait, l'affinité pour les tremblaies était progressivement remplacée par une préférence pour les zones forestières de conifères, de sorte que le classement des préférences en matière d'habitat passait des zones ouvertes > de tremblaies > aux zones forestières de conifères pour les faibles valeurs de l'indice de loup, aux zones ouvertes > de tremblaies > aux zones forestières de conifères pour les valeurs intermédiaires de l'indice de loup (~0,78), puis aux zones forestières de conifères > aux zones ouvertes > de tremblaies pour les valeurs élevées de l'indice de loup (Fig. 3).

Nos résultats sont conformes aux observations générales sur les interactions loup-wapiti. Les wapitis répondent généralement à une augmentation des risques de prédation en intensifiant leur utilisation des zones forestières (Wolff et Van Horn 2003, Mao et al. 2005), ainsi qu'en diminuant le temps passé dans les tremblaies (White et al. 2003). Les prédateurs peuvent avoir une influence considérable sur l'utilisation des ressources par leurs proies (Brown 1988, 1999, Lima et Dill 1990), car les espèces proies doivent non seulement trouver des parcelles de nourriture de haute qualité, mais aussi minimiser les risques de devenir elles-mêmes de la nourriture. Étant donné que les prédateurs concentrent généralement leur activité dans les zones où les ressources de leurs proies sont hautement disponibles (Kunkel et Pletscher 2001, Lima 2002), la sélection de l'habitat par les herbivores devrait refléter un équilibre entre la perte marginale de fitness due aux prédateurs et le gain marginal de fitness dû à un meilleur accès aux ressources fourragères (Fryxell et Lundberg 1997). La diminution de l'utilisation des tremblaies par les wapitis habitant des zones à risque pourrait en effet refléter un compromis entre la recherche de nourriture et la sécurité (White et al. 2003). On sait cependant peu de choses sur la façon dont les types de couverture et les caractéristiques du paysage influencent la sécurité des cervidés dans les Montagnes Rocheuses (Kunkel et Pletscher 2001).

White et al. (2003) ont émis l'hypothèse que les wapitis pourraient avoir une plus grande capacité à échapper aux prédateurs lorsqu'ils se trouvent dans des zones ouvertes que dans des tremblaies, en raison des différences dans la structure de l'habitat et de la profondeur de la neige. Les ongulés devraient également détecter plus facilement les prédateurs lorsqu'ils s'alimentent dans des zones ouvertes que dans des tremblaies (White et al. 2003). Les trembles du YNP se trouvent principalement le long de la lisière de la forêt ; par conséquent, le succès de chasse des loups ciblant les wapitis dans les tremblaies devrait bénéficier de la possibilité de traquer les wapitis à partir du couvert forestier proche (Kunkel et Pletscher 2001). Les loups ont tendance à se déplacer le long des zones riveraines (Peterson 1977 in Ripple et Larsen 2000), ce qui rend les tremblaies situées dans ces zones encore plus risquées pour les wapitis. Les forêts de conifères dans les zones très fréquentées par les loups dans le nord de l'aire de répartition hivernale du YNP étaient principalement composées de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et de pin tordu (*Pinus contorta*). **Aucun de ces types de couverture forestière n'a été choisi comme itinéraire de déplacement par les loups dans et près du Glacier National Park, Montana, USA** (Kunkel et Pletscher 2001). En fait, les loups évitaient même de se déplacer dans les forêts de pins tordus. Ainsi, les schémas de déplacement des wapitis peuvent également refléter un évitement des itinéraires de déplacement des loups (Ripple et Larsen 2000), **ce qui finit par réduire l'utilisation par les wapitis de certains peuplements de trembles et augmenter leur utilisation des forêts de conifères lorsqu'ils se déplacent dans des zones fortement utilisées par les loups.**

Mécanismes de cascade trophique

Notre étude des déplacements des wapitis clarifie les mécanismes comportementaux impliqués dans la cascade trophique rapportée pour le système loup-wapiti-tremble du YNP (Ripple et al. 2001). Nous avons envisagé deux hypothèses, qui pourraient toutes deux expliquer la variation spatiale de l'utilisation des trembles par les wapitis sensibles au risque. Notre première hypothèse est basée sur l'observation que les loups maintiennent des territoires qui se chevauchent rarement (Ballard et al. 1987, Okarma et al. 1998). **L'évitement entre meutes de loups crée des zones tampons où les ongulés peuvent s'agréger** (Mech 1977, Lewis et Murray 1993). **Comme corollaire général, nous avons prédit que les wapitis seraient plus enclins à faire des pas dans les zones faiblement utilisées par les loups que dans les zones fortement utilisées. Notre SSF n'a pas confirmé cette hypothèse.** Une augmentation de l'indice moyen du loup le long des marches était positivement liée à la probabilité que les wapitis utilisent ces marches, à l'exception des marches se terminant dans des tremblaies. **Étant donné que les tremblaies représentent <1% du paysage, la distribution des wapitis en hiver tend à être très similaire à celle des loups** (Mao et al. 2005). Par conséquent, l'influence indirecte des loups sur les trembles de l'aire d'hivernage du nord ne semble pas résulter du fait que les wapitis évitent les zones générales. Notre deuxième hypothèse spécifiait que les wapitis présenteraient des schémas de déplacement différents en ce qui concerne la distribution des types de couverture végétale lorsqu'ils se déplacent dans des zones peu ou très utilisées par les loups. En conséquence, la sélection pour les peuplements de trembles diminue à mesure que l'indice de présence du loup augmente le long de leurs pas. Une telle diminution de la préférence peut expliquer la variabilité spatiale de l'utilisation des trembles caractérisant la cascade trophique rapportée dans le système loup-wapiti-tremble de l'aire de répartition hivernale du nord du YNP (Ripple et al. 2001).

Notre étude révèle que la cascade trophique du YNP a une base comportementale, mais d'autres mécanismes doivent également être pris en compte. La vision classique d'une cascade trophique est que les prédateurs réduisent la densité de leurs proies herbivores, avec une répercussion sur la

production primaire (Schmitz et al. 1997). McLaren et Peterson (1994) suggèrent que les loups ont des effets indirects sur le sapin baumier en raison de leur effet sur la population d'orignaux ; **les loups pourraient donc être capables de provoquer des cascades trophiques descendantes en régulant la densité des herbivores**. D'autre part, la population de wapitis du YNP a été maintenue artificiellement à 3000-6000 individus de 1930 à 1968 (Romme et al. 1995), sans effets significatifs sur le recrutement de trembles dans le parc (Ripple et Larsen 2000). Au cours de notre étude et de celle de Ripple et al. (2001), qui a fourni quelques preuves de la cascade trophique dans le parc, la population de wapitis était 2 à 3 fois plus élevée (Smith et al. 2004) que pendant les années de contrôle artificiel. **Cette cascade trophique semble donc peu susceptible d'être le résultat d'une diminution générale de la densité des wapitis due à la prédation, mais devrait plutôt être largement médiée par le comportement.**

La révélation des mécanismes de **cascade trophique** est essentielle pour comprendre la dynamique des écosystèmes. Par exemple, lorsque les prédateurs réduisent la densité globale des herbivores, on s'attend à ce que les carnivores produisent un effet global net-positif-indirect sur les plantes (Schmitz et al. 2000). La situation est différente lorsque les variations spatiales de l'influence descendante sur les interactions herbivores-plantes résultent d'un ajustement comportemental des herbivores aux risques de prédation. Les prédateurs peuvent influencer les mouvements de leurs proies herbivores, ce qui peut conduire à une augmentation ou une diminution de la densité des ressources de leurs proies, selon l'influence des prédateurs sur les règles de déplacement des herbivores (Abrams 2000). **Nous avons constaté que les wapitis n'évitent pas de se déplacer dans les zones à forte fréquentation par les loups, mais lorsqu'ils se déplacent dans ces zones, ils changent leurs préférences d'habitat.** Une telle réaction comportementale devrait produire des effets nets positifs-indirects sur certaines plantes et des effets nets négatifs-indirects sur d'autres plantes (Schmitz et al. 2000). Plus précisément, la réduction de la pression d'abrutissement dans les tremblais devrait se traduire par une augmentation de **l'herbivorie** dans les forêts de conifères et les zones ouvertes situées dans les zones de forte fréquentation par les loups. De plus, étant donné que la cascade trophique rapportée dans le YNP résulte d'une réponse comportementale des wapitis aux risques de prédation, la persistance à long terme d'une augmentation de la biomasse des trembles dépendrait de la stabilité de la distribution spatiale des centres d'activité des loups. Il est peu probable que les trembles non broutés atteignent une hauteur suffisante au cours d'une seule année pour échapper à **l'herbivorie** des wapitis au cours des années suivantes. Par conséquent, toute augmentation annuelle de la biomasse de tremble pourrait simplement être broutée l'hiver suivant si les loups modifiaient leurs schémas d'activité sur le paysage (c'est-à-dire à l'intérieur et entre les territoires). **Des changements dans les centres d'activité des loups entre les hivers ont, en fait, été observés au cours de notre étude.** En d'autres termes, l'augmentation de la biomasse des trembles rapportée par Ripple et al. (2001) au cours de leurs travaux sur le terrain en 1999 n'est pas nécessairement le précurseur d'une augmentation des trembles dans le YNP. D'autres études sur les conséquences de la réintroduction du loup sur l'écosystème devraient clarifier cette hypothèse émergente.