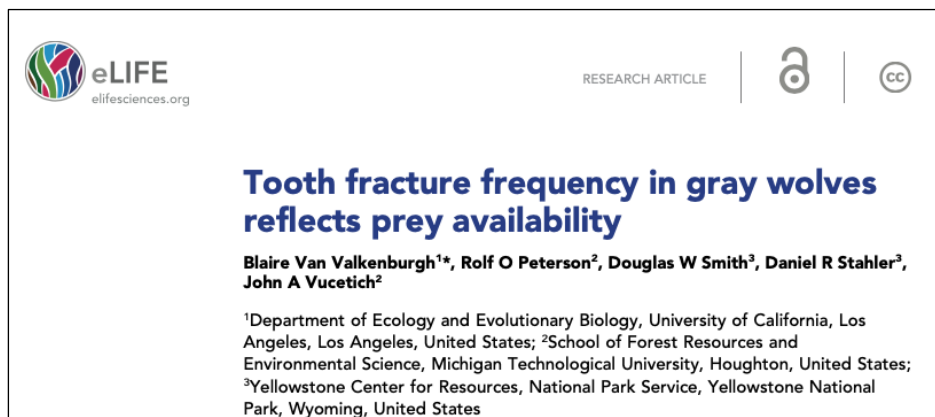


## La fréquence des fractures dentaires chez les loups gris reflète la disponibilité des proies



### Discussion

Chez les loups échantillonnés, une augmentation de la fréquence des fractures dentaires est associée à une baisse de la disponibilité de leur proie principale, estimée par le rapport abondance proie / prédateur. Les deux échantillons provenant de zones avec un rapport proie prédateur élevé, la Scandinavie et le début de Yellowstone, présentent des fréquences similaires de fracture de la dent, aussi bien par dent que par crâne. En revanche, l'Isle Royale et, plus tard, le Yellowstone, présentent des taux d'usure et de fracture des dents beaucoup plus élevés dans les zones où les ratios proie / prédateur sont beaucoup plus faibles, même en excluant les canines et en prenant en compte les différences de répartition par âge. Bien que la fréquence de fracture par dent à Yellowstone tardif (4,6%) ne soit pas aussi élevée que celle d'Isle Royale (8,6%), elle est nettement plus grande que la fréquence de fracture des loups précoces de Yellowstone (1,8%), ce qui suggère un changement de comportement alimentaire.

Le changement dans le comportement alimentaire qui est le plus susceptible d'avoir causé l'augmentation du nombre de fractures dentaires est une consommation accrue d'os. Ceci est corroboré par les comparaisons interspécifiques précédentes de la fracture de la dent des carnivores et de son régime alimentaire (Van Valkenburgh, 1988; Van Valkenburgh, 2009; Mann et al., 2017), ainsi que par la répartition de la fracture dans la rangée de dents chez les loups échantillonnés pour ce test. Comme cela a été démontré dans des études antérieures sur les fractures dentaires, les canines sont les plus susceptibles d'être brisées, probablement en raison de leur forme allongée et de leur utilisation au combat et pour tuer des proies. Néanmoins, les dents impliquées dans le **rongement** (incisives) et le traitement des aliments (prémolaires et molaires) sont plus souvent cassées dans les échantillons d'Isle Royale et de Yellowstone plus tard que dans les échantillons de Yellowstone, de Scandinavie ou d'autres échantillons nord-américains. Notamment, les deux échantillons de Yellowstone diffèrent beaucoup moins par la fréquence de fractures des canines que par les fréquences de fractures des dents carnassières. Alors que les cassures de canines ont augmenté de 50% entre la cohorte précoce et les cohortes plus récentes, la cassure chez les dents carnassières a augmenté de 500%. De plus, Cubaynes et al. (2014) ont trouvé des taux d'agressivité dépendant de la densité chez les loups de l'aire du nord de Yellowstone, des taux d'agressivité nettement plus faibles correspondant aux échantillons ultérieurs de Yellowstone, montrant une plus grande cassure des canines. De plus, la proportion de biomasse hivernale acquise par les loups de Yellowstone ultérieurs à partir de bison (*Bison bison*) a considérablement augmenté (Metz et al., 2016), principalement grâce au nettoyage des carcasses tuées par l'hiver. Par conséquent, l'utilisation de carcasses de bison avec des os plus gros et plus épais peut expliquer en partie la fréquence accrue de fractures dentaires. Ces schémas renforcent l'idée qu'il s'agit d'un changement de comportement alimentaire plutôt que d'un changement dans les niveaux

d'agressivité ou d'un changement de méthodes prédatrices responsables de la hausse de la casse des dents.

La répartition des individus par stade d'usure dentaire variait également entre les échantillons de proie prédateurs faibles et prédateurs d'une manière compatible avec une consommation accrue d'os dans ces derniers. Il y avait de plus grandes proportions d'individus légèrement usés dans les échantillons scandinaves, au début de Yellowstone et dans d'autres échantillons nord-américains, par rapport à l'Isle Royale et à la fin de Yellowstone, dans lesquels prédominaient les individus avec une usure modérée à forte. Ces différences peuvent refléter des différences entre les échantillons dans la répartition par âge plutôt que dans le comportement alimentaire, étant donné que les individus âgés ont les dents plus usées, mais ce n'était pas le cas. Les données d'âge étaient disponibles pour les échantillons de Yellowstone et d'Isle Royale, et lorsque l'on compare des individus du même âge, il est clair que les loups de Yellowstone et d'Isle Royale ont ensuite porté les dents plus rapidement avec l'âge et étaient plus susceptibles de se fracturer les dents à tout âge que les premiers loups de Yellowstone (figures 3 et 4).

Même si les loups de l'Isle Royale et de Yellowstone présentent des taux d'usure et de fracture des dents plus élevés que les autres échantillons de loups, les loups de l'Isle Royale présentent des taux de fracture par dent beaucoup plus élevés que les loups de Yellowstone plus récents. La fréquence des fractures chez les loups de l'Isle Royale est semblable par dent à celle des loups gris et des loups du Pléistocène échantillonnés. Les taux de fractures par dent de loup Isle Royale sont presque deux fois plus élevés que ceux observés pour les loups ultérieurs de Yellowstone et environ trois à quatre fois plus élevés que ceux observés dans tous les autres échantillons existants. Cela peut refléter une limitation alimentaire plus extrême à Isle Royale, mais il existe un autre facteur qui pourrait être pertinent. Les loups de l'Isle Royale sont les plus consanguins des trois échantillons, les deux autres étant Yellowstone et la Scandinavie. Des travaux antérieurs sur les malformations congénitales tant chez les loups très sanglés Isle Royale que chez les populations scandinaves relativement consanguines ont révélé une incidence significativement plus importante de malformations du squelette chez les premiers (Raikonen et al., 2009; Raikonen et al., 2013). Peut-être que la dépression de consanguinité a affecté la force des dents chez les loups de l'Isle Royale, bien qu'aucune autre étude portant sur des mammifères consanguins n'ait documenté les effets sur la force ou la rupture des dents. Alternativement, les fréquences de fracture plus élevées à Isle Royale sont peut-être dues à une différence de taille plus grande entre le prédateur et la proie. L'Isle Royale et les loups scandinaves tuent tous deux des orignaux, mais les loups scandinaves sont nettement plus gros (Sand et al., 2012). Étant donné leur petite taille, les loups de l'Isle Royale peuvent avoir plus de difficulté à tuer les orignaux adultes et ont donc besoin de les consommer plus complètement. De plus, bien que les loups préfèrent tuer les veaux, le nombre de veaux disponibles chaque année est beaucoup moins élevé à Isle Royale qu'en Scandinavie et, par conséquent, les loups d'Islande royaux tuent une plus grande proportion d'adultes (Sand et al., 2012). Enfin, il est possible que la probabilité de casser une dent augmente avec le nombre de dents cassées. La présence de dents cassées peut entraîner une malocclusion ou d'autres anomalies, ce qui augmente le risque d'usure plus importante et / ou de rupture des dents, entraînant une augmentation plus rapide du taux de fractures et de l'usure des dents avec l'âge. Les loups de l'Isle Royale sont peut-être plus loin sur cette trajectoire que les loups de Yellowstone, plus récents.

Les données présentées ici vont dans le sens de l'idée selon laquelle les taux de fracture de la joue chez les grands carnivores peuvent servir d'indice de disponibilité des proies dans les écosystèmes anciens et modernes. Par conséquent, les taux élevés de fractures dentaires chez les grands carnivores du Pléistocène pourraient être interprétés comme la preuve de ratios de prédateurs/proies relativement élevés et de contraintes imposées par le haut pour les populations de grands herbivores plus importantes que celles observées aujourd'hui (Ripple et Van Valkenburgh, 2010; Van Valkenburgh et al., 2016). Cependant, la «disponibilité des proies», définie comme la facilité relative d'acquiescer et de consommer une mise à mort, peut être plus compliquée que la métrique utilisée ici, le nombre de proies par rapport aux prédateurs. Par exemple, dans le cas des loups, les proies sont plus faciles à attraper au cours des hivers rigoureux avec une neige épaisse que les hivers plus doux (Mech et al., 2001), ainsi que pendant la fin de l'hiver par rapport au début de l'hiver lorsque les proies sont dans

de meilleures conditions nutritionnelles (Metz et al., 2012). De plus, la disponibilité des proies peut être affectée par des interférences ainsi que par une concurrence abusive. Les compétitions intraguildes sont relativement intenses au sein des guildes de grands mammifères carnivores et se manifestent de multiples façons, notamment le vol de carcasses (kleptoparasitisme) et la prédation intragilde, qui tendent toutes deux à augmenter lorsque la nourriture est limitée (Palomares et Caro, 1999; Donadio et Buskirk, 2006). Des études sur les carnivores existants ont révélé l'impact significatif que le kleptoparasitisme peut avoir sur les espèces subordonnées qui perdent régulièrement leur carcasse face à leurs prédateurs dominants. En raison de la perte de calories due au kleptoparasitisme, il a été prouvé que le lynx européen, les guépards, les pumas et les chiens sauvages tuaient plus fréquemment (Creel et Creel, 1996; Carbone et al., 1999; Hayward et al., 2006; Krofel et al., 2012; Broekhuis et al., 2013). De plus, dans le cas des chiens sauvages et des pumas, le kleptoparasitisme était associé à une consommation plus complète de carottes malgré la présence de proies abondantes (Carbone et al., 1999; Elbroch et al., 2015). Carbone et al. (1999) ont observé que les chiens sauvages passaient plus de temps à se nourrir de carcasses et à « consommer les parties les plus pauvres » lorsque le nombre de l'hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) étaient plus élevés. Il est difficile d'estimer les coûts énergétiques supplémentaires engendrés à la fois par la perte d'une mise à mort et par la nécessité de chasser plus fréquemment, mais nos données relatives au loup gris, suggèrent que la nécessité associée, ou au moins, l'avantage de consommer davantage les carcasses se traduit par une usure plus rapide et plus durable de risque de fracture dentaire, ce dernier pouvant entraîner des infections débilitantes ou mortelles. Ainsi, les taux d'usure et de fracture des dents chez les grands carnivores peuvent être utilisés comme indicateurs de la limitation alimentaire et de la charge de stress énergétique chez les populations existantes et éteintes.

Par exemple, les guildes du Pléistocène de grands carnivores étaient beaucoup plus riches en espèces que leurs équivalents du jour, et comprenaient souvent au moins trois très grandes espèces de carnivores, parfois sociales, telles que les lions à dents de sabre et les autres, canidés, hyènes et ursidés. Il semble probable que le kleptoparasitisme était un phénomène relativement courant, ce qui aurait contribué à la nécessité d'utiliser davantage les carcasses et peut-être de tuer d'autres individus, y compris la consommation de parties moins nutritives et potentiellement dommageables, telles que des os. En accord avec cela, les très hautes fréquences de fractures dentaires observées chez un certain nombre de grands carnivores du Pléistocène dans l'Ancien et le Nouveau Monde (Van Valkenburgh et Hertel, 1993; Van Valkenburgh, 2009; Flower et Schreve, 2014) suggèrent qu'ils ont vécu une période difficile ou la limitation de la nourriture à des intervalles plus fréquents que les populations historiques ou actuelles d'espèces semblables ou identiques. Des niveaux élevés de stress alimentaire chez les prédateurs au sommet pourraient avoir eu des impacts sur l'ensemble de l'écosystème. Une compétition alimentaire intense et un kleptoparasitisme fréquent auraient favorisé des taux de mortalité plus élevés parmi les espèces subordonnées et probablement une offre généralement plus importante de carcasses de grande taille pour les écosystèmes. En outre, il a peut-être été associé à une intensification des effets négatifs sur la croissance de la population d'herbivores (forçage descendant), mais il est difficile à déterminer sans données sur la dynamique de la population d'herbivores fossiles.

Enfin, notre étude démontre la grande valeur de la préservation des squelettes, ou du moins des crânes de populations de mammifères bien étudiées, chaque fois que possible. Dans notre cas, les données sur l'usure dentaire nous ont permis de mieux comprendre la difficulté relative de tuer et de consommer des proies, un aspect essentiel du succès des grands carnivores qu'il est difficile de quantifier chez les populations sauvages. Les premières études sur la fracture des dents chez les carnivores portaient principalement sur des questions biomécaniques relatives à la résistance des dents. Par conséquent, la découverte selon laquelle la fracture des dents pouvait fournir des informations sur les niveaux de limitation alimentaire et le stress énergétique associé était inattendue. Il est certain que davantage de telles découvertes sont basées sur des collections d'histoire naturelle, en particulier lorsqu'elles sont associées à des métadonnées étendues telles que celles utilisées ici (Schmitt et al., 2018). Malheureusement, les collections d'histoire naturelle du monde entier sont menacées en raison d'un financement insuffisant et de la méconnaissance de leur valeur. Des études comme la nôtre pourraient aider à inverser cette tendance inquiétante.