

Les loups recolonisateurs déclenchent une cascade trophique dans le Wisconsin (USA)

100
YEARS

Journal of Ecology



British Ecological Society

Journal of Ecology

Vol 101 (4) : PP. 837-845 doi: 10.1111/1365-2745.12095

Recolonizing wolves trigger a trophic cascade in Wisconsin (USA)

Ramana Callan^{1*}, Nathan P. Nibbelink², Thomas P. Rooney³, Jane E. Wiedenhoeff⁴ and Adrian P. Wydeven⁴

¹State University of New York College of Environmental Science and Forestry, Box 37, Wanakena, NY 13695, USA;

²Warnell School of Forestry and Natural Resources, The University of Georgia, 180 E. Green Street, Athens, GA

30602, USA; ³Department of Biological Sciences, Wright State University, 3640 Colonel Glenn Hwy, Dayton, OH

45435, USA; and ⁴Wisconsin Department of Natural Resources, 875 S 4th Street, Park Falls, WI 54552, USA

Résumé

1. Nous avons testé l'**hypothèse** selon laquelle les loups réduisent l'intensité du broutage local par les cerfs de Virginie, atténuant ainsi indirectement l'appauvrissement biotique des communautés végétales de sous-bois dans le nord du Wisconsin.

2. Pour évaluer le potentiel d'une telle réponse en cascade trophique descendante, nous avons développé un modèle spatialement et temporellement explicite d'occupation du territoire par les loups, basé sur trois décennies de données de suivi des loups. En utilisant un protocole d'étude de la végétation à plusieurs échelles, nous avons comparé les communautés végétales de sous-bois des zones humides de cèdres blancs du Nord trouvées dans les zones à forte présence de loups avec des sites témoins trouvés dans les zones à faible présence de loups.

3. Nous avons ajusté des courbes espèces-surface pour les espèces végétales regroupées par forme de croissance de la végétation (en fonction de leur réponse prévue à la libération de l'**herbivorie**, c'est-à-dire arbre, plantule, arbuste, plante herbacée, herbe, carex ou fougère) et la durée d'occupation du territoire par le loup.

4. Comme prévu pour une réponse en **cascade trophique**, la richesse en espèces d'arbustes à l'échelle locale (10 m²) était significativement plus élevée dans les zones à loups élevés (zones à loups élevés : 10,7 ± 0,9, N = 16, zones à faible présence de loups : 7,5 ± 0,9, N = 16, P < 0,001), tout comme la richesse en espèces d'arbustes (zones à haut niveau de loups : 4,4 ± 0,4, N = 16, zones à faible présence de loups : 3,2 ± 0,5, N = 16, P < 0,001). Comme prévu, le pourcentage de couverture des fougères était également plus faible dans les zones à forte densité de loups (zones à forte densité de loups : 6,2 ± 2,1, N = 16, zones à faible présence de loups : 11,6 ± 5,3, N = 16, P < 0,05).

5. La richesse en bêta était similaire entre les zones à forte et faible présence de loups, ce qui confirme les hypothèses précédentes selon lesquelles l'**herbivorie** du cerf a un impact sur la richesse en espèces végétales principalement à l'échelle locale. L'échantillonnage à plusieurs échelles spatiales a révélé que les changements dans la richesse des espèces n'étaient pas cohérents entre les échelles ni entre les formes de croissance de la végétation : les plantes herbacées ont montré une réponse plus forte à des échelles plus fines (1-100 m²), tandis que les arbustes ont montré une réponse à des échelles relativement plus larges (10-1000 m²).

6. Synthèse. Nos résultats sont cohérents avec les effets trophiques hypothétiques sur les communautés de plantes de sous-bois déclenchés par un prédateur clé se remettant d'une extinction régionale. En outre, nous avons identifié les variables de réponse et les échelles spatiales appropriées pour détecter de telles différences dans la composition des espèces végétales. Cette étude représente la première preuve publiée d'une cascade trophique déclenchée par le rétablissement du loup dans la région des Grands Lacs.

INTRODUCTION

Les interactions indirectes entre les carnivores et les plantes, par l'intermédiaire des herbivores, sont communément appelées **cascades trophiques** (Paine 1980 ; Carpenter, Kitchell & Hodgson 1985). Ces interactions sont souvent utilisées pour justifier la conservation des carnivores, malgré le peu de preuves expérimentales de **cascades trophiques** impliquant de grands mammifères prédateurs (Ray 2005 ; Ripple, Rooney & Beschta 2010). Les tentatives récentes de déduire les **effets descendants** (Top-down) des prédateurs se sont appuyées sur des comparaisons entre des zones avec et sans prédateurs (Berger et al. 2001 ; Terborgh et al. 2006), ou des études corrélatives de la réponse de la végétation après la réintroduction de prédateurs (Ripple & Beschta 2012). L'un des exemples les plus connus de cascade trophique terrestre est le système loup (*Canis lupus*)/élan (*Alces alces*)/ sapin baumier (*Abies balsamea*) sur l'île Royale (McLaren & Peterson 1994). Malgré son importance historique, la relation de cause à effet dans le système de l'Isle Royale reste **spéculative** en raison de la nature corrélative des études et du manque de réplication ou de sites de contrôle comparables (Eberhardt 1997 ; Schmitz, Hamback & Beckerman 2000).

En outre, les **cascades trophiques** précédemment documentées dans les systèmes terrestres tempérés représentent des cascades au niveau des espèces plutôt qu'au niveau des communautés (Polis 1999). Ces études ont testé la façon dont les prédateurs affectent la productivité d'une ou parfois de plusieurs espèces végétales (McLaren & Peterson 1994 ; Berger et al. 2001 ; Ripple & Beschta 2012), mais n'ont pas testé si les manipulations des prédateurs affectent la composition des espèces et la diversité de communautés végétales entières. Il a été avancé que les cascades terrestres sont principalement des phénomènes au niveau des espèces, en raison de la structure comparativement non linéaire du réseau alimentaire, de la complexité trophique et des mécanismes de défense efficaces des plantes (Halaj & Wise 2001). Cependant, des preuves récentes provenant de manipulations expérimentales d'herbivores et de carnivores dans d'anciens écosystèmes de terrain suggèrent que les prédateurs dans les systèmes terrestres ont des effets beaucoup plus forts sur la diversité des espèces végétales que sur la biomasse végétale (Schmitz 2006). En outre, ce sont ces changements dans la composition de la communauté végétale qui influencent les propriétés de l'écosystème.

Les processus écologiques (y compris les cascades trophiques) sont susceptibles de se manifester de manière différentielle sur une gamme d'échelles spatiales et temporelles (Levin 1992 ; Polis 1999 ; Bowyer & Kie 2006). La taille, le temps de génération, les caractéristiques de reproduction et la capacité de dispersion des organismes concernés déterminent l'échelle ou les échelles auxquelles ils perçoivent et répondent aux changements environnementaux (Levin & Pacala 1997). La variation de ces **traits d'histoire de vie** nécessite un échantillonnage à plusieurs échelles spatiales pour interpréter avec précision les réponses aux **processus descendants**. De plus, les effets des cascades trophiques sont susceptibles d'être atténués par l'hétérogénéité spatiale (van Nes & Scheffer 2005). Les refuges d'habitat combinés à la variabilité spatiale et temporelle de la

distribution des espèces permettent aux proies d'échapper à la prédation (Halaj & Wise 2001), créant potentiellement une mosaïque d'intensité de cascade à travers le paysage.

Les impacts des populations hyperabondantes de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sur la structure et la composition des communautés végétales de sous-bois sont bien établis (Alverson, Waller & Solheim 1988 ; Tilghman 1989 ; Peek & Stahl 1997 ; Crete 1999 ; Rooney 2001 ; Rooney & Waller 2003 ; Horsley, Stout & deCalesta 2003 ; Rooney et al. 2004 ; Holmes, Curran & Hall 2008). Cependant, peu d'études ont examiné comment le rétablissement des loups pourrait modérer ces effets. **Des études récentes sur les interactions entre les espèces dans le parc national de Yellowstone (YNP) suggèrent que le rétablissement des populations de loups peut naturellement améliorer la simplification des écosystèmes causée par les ongulés** (White & Garrott 2005 ; Ripple & Beschta 2012). Dans cette étude, nous examinons si une cascade trophique similaire a été déclenchée par le rétablissement de la population de loups des Grands Lacs dans le nord du Wisconsin. De plus, en évaluant les réponses au niveau de la **communauté** plutôt qu'au niveau de l'espèce et en mesurant sur plusieurs échelles spatiales d'observation, nous espérons informer les recherches futures en identifiant la variable de réponse et l'échelle spatiale idéales pour détecter les effets des prédateurs supérieurs dans des systèmes terrestres similaires.

Le contexte écologique

Contrairement au Yellowstone, où le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) est la principale espèce proie des loups gris, les loups de la région des Grands Lacs se nourrissent principalement de cerfs de Virginie. Les loups ont été pratiquement éradiqués de la région au début du XX^{ème} siècle. Cependant, la population de loups du Minnesota voisin n'a jamais été totalement éradiquée et a commencé à se reconstituer sous la protection de la loi sur les espèces menacées. Les loups dispersés du Minnesota (et peut-être du Canada) ont commencé à arriver dans le Wisconsin au milieu des années 1970. La population du Wisconsin a connu une croissance lente au cours des premières décennies, puis a commencé à croître de manière presque exponentielle (Wydeven, Schultz & Thiel 1995 ; Wydeven et al. 2009). Le rétablissement du loup dans la région des Grands Lacs au cours des trois dernières décennies a été suivi de près par les départements respectifs des ressources naturelles (DNR) du Minnesota, du Wisconsin et du Michigan. Le DNR du Wisconsin (WiDNR) a cartographié chaque année tous les territoires connus des meutes de loups dans l'État depuis 1979. La grande qualité de cet ensemble de données a fourni les informations dont nous avons besoin pour examiner les tendances spatiales et temporelles de l'occupation des loups dans tout l'État et répondre ainsi à la question suivante : **Le rétablissement des loups libère-t-il certaines communautés de plantes de sous-bois du broutement excessif des cerfs de Virginie ?**

Aldo Leopold a signalé des **irruptions** (augmentation brutale de la population) de cerfs dans le Wisconsin dès 1947 (Leopold, Sowls & Spencer 1947). D'après les conditions de la couverture terrestre, on pense que les densités de cerfs de Virginie dans le nord du Wisconsin avant la colonisation se situaient entre 4 et 6/ km² (McCaffery 1995). La combinaison de la disparition des prédateurs, des lois de chasse protectrices et de la gestion de l'habitat a contribué à ce que les densités actuelles de cerfs se situent entre 4 et 15/km² (WiDNR 2010). Des densités aussi faibles que 1 à 2 cerfs/km² ont été prescrites pour améliorer le recrutement des espèces végétales sensibles au broutage (Alverson, Waller & Solheim 1988). **La population de loups du Wisconsin, en voie de rétablissement, est-elle capable de maintenir des densités de cerfs aussi faibles ?**

Dans la région des Grands Lacs, les loups ont besoin de 15 à 18 « équivalents » de cerfs par loup et par an (Fuller 1989). Par conséquent, la population actuelle de loups du Wisconsin, qui a atteint environ 690 individus (en hiver) depuis son inscription sur la liste des espèces menacées (Wydeven & Wiedenhoft 2010), a la capacité de prélever environ 12 000 cerfs par an. Étant donné que la population de cerfs est actuellement estimée à 340 000 individus dans les forêts du nord du Wisconsin (WiDNR 2010), il est peu probable que les effets régionaux du rétablissement du loup sur les populations de cerfs se manifestent à court terme. De plus, le fait que les proies de loups prédatées représentent principalement une mortalité **compensatoire** ou **additive** pour les cerfs de Virginie dépend en partie de variables environnementales stochastiques telles que la rigueur de l'hiver (Mech & Peterson 2003). Cependant, des influences localisées de la prédation des loups sur les populations de cerfs sont plus probables, et des réductions locales drastiques de troupeaux ont été observées dans le Minnesota (Nelson & Mech 2006).

Hoskinson & Mech (1976) ont constaté que le taux de survie des cerfs de Virginie était plus élevé en bordure des territoires des loups qu'en leur centre. Les loups sont moins enclins à chasser dans ces zones tampons afin d'éviter des rencontres potentiellement fatales avec les meutes de loups voisines (Mech 1977). À l'échelle locale, on a constaté que la distribution des cerfs dans le nord-est du Minnesota était négativement corrélée à l'étendue des territoires des loups, et que les cerfs se trouvaient principalement dans les zones tampons (Lewis & Murray 1993). Ainsi, les **zones tampons** entourant les territoires des meutes de loups peuvent servir de refuges pour les cerfs de Virginie (Mech 1994). Par extension, les territoires des meutes de loups constamment occupés peuvent servir de refuges pour les plantes de sous-bois préférées des cerfs de Virginie.

Les études d'exclusion combinées au ré-échantillonnage de parcelles de végétation historiques datant des années 1950 (Curtis 1959) impliquent fortement l'hyperabondance du cerf de Virginie comme facteur causal des pertes locales de diversité des espèces végétales (Rooney & Waller 2003 ; Rooney et al. 2004). Ce déclin des espèces rares et peu communes contribue à l'homogénéisation biotique des communautés végétales de sous-bois dans le nord du Wisconsin (Frelich & Lorimer 1985 ; Cote et al. 2004 ; Rooney et al. 2004 ; Wiegmann & Waller 2006). Conformément à ce modèle, les populations de thuya occidental (*Thuja occidentalis*) ont souffert d'un échec de recrutement à l'échelle régionale, dû principalement à des décennies de surpopulation (Rooney, Solheim & Waller 2002).

Les forêts de cèdres blancs sont utilisées intensivement par les cerfs de Virginie pendant les mois d'hiver, ce qui soumet les semis hautement nutritifs et appétents à une herbivorie excessive (Habeck 1960 ; Van Deelen, Pregitzer & Haufler 1996). Historiquement, ces zones humides de conifères ont soutenu des communautés végétales extrêmement diverses (Curtis 1959 ; Pregitzer 1990), fournissant un habitat pour une variété de lys et d'orchidées rares (USDA Forest Service 2004). Les espèces uniques d'arbustes et d'arbrisseaux qui se limitent aux conditions des zones humides de cèdres blancs sont également susceptibles d'être surexploitées. En l'absence de recrutement dans la canopée, les peuplements matures de White Cedar peuvent devenir de plus en plus isolés au fur et à mesure que les peuplements plus anciens vieillissent, accélérant ainsi la perte des espèces de plantes de sous-bois limitées à ce type d'habitat unique (Alverson, Waller & Solheim 1988 ; Cornett et al. 2000) par le biais du processus de « **relaxation** » décrit par Diamond (1972).

Étant donné que les zones humides de cèdre blanc du Nord sont très sensibles à l'herbivorie et qu'elles sont fortement utilisées par le cerf de Virginie, nous avons prévu que le rétablissement suite

à une surexploitation serait plus facilement détecté dans ces écosystèmes que dans d'autres types de couverture forestière. Ainsi, la **cascade tri-trophique** que nous testons est composée de loups, de cerfs de Virginie et de communautés végétales de sous-étage des zones humides de cèdre blanc du Nord (Fig. 1). L'objectif de cette étude était de développer des courbes espèces-zone afin de vérifier si des différences dans la richesse des espèces végétales se produisent entre les zones à forte et faible présence de loups (telles que définies par les années d'occupation de la meute de loups).

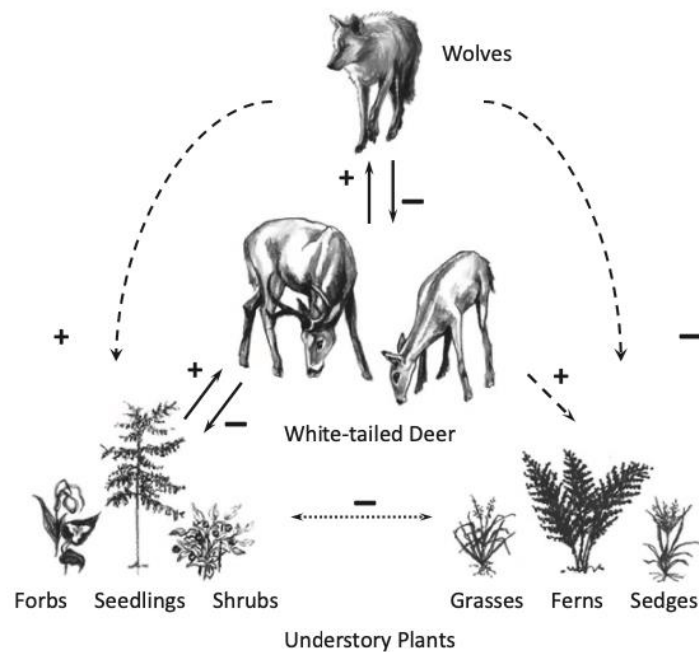


Fig. 1. Diagramme des interactions tri-trophiques hypothétiques dans les forêts du nord du Wisconsin. Les flèches pleines représentent les interactions directes positives et négatives. Les flèches en pointillés représentent des interactions indirectes hypothétiques. La ligne pointillée représente les interactions compétitives

Nous avons prévu que les plantes de sous-bois réagiraient différemment à la libération de la pression d'abrutissement en fonction de la forme de croissance de la végétation en question. Par exemple, les semis d'arbres, les arbustes et les plantes herbacées sont hautement préférés par les cerfs de Virginie et répondent collectivement de manière négative à une pression d'abrutissement élevée. En revanche, les fougères, les herbes et les carex sont généralement évités par le cerf de Virginie et on pense qu'ils répondent positivement (bien qu'indirectement) à une forte pression d'abrutissement, car ils sont libérés de la compétition avec les espèces préférées (Stromayer & Warren 1997 ; Cooke & Farrell 2001 ; Boucher, Crête & Ouellet 2004).

Sur la base d'études antérieures de l'influence du cerf sur les communautés végétales terrestres (Frelich & Lorimer 1985 ; Stromayer & Warren 1997 ; Cooke & Farrell 2001 ; Rooney & Waller 2003 ; Boucher, Crête & Ouellet 2004 ; Cote et al. 2004 ; Wiegmann & Waller 2006), nous avons prédit que les zones à forte présence de loups seraient soumises à une pression de broutage réduite et seraient donc caractérisées par un pourcentage accru de couverture de plantes herbacées, d'arbustes et de semences. Nous nous attendions également à ce que les fougères, les graminées et les carex réagissent de manière opposée au rétablissement des loups (diminution du pourcentage de couverture dans les zones à forte présence de loups). La relation entre les perturbations et la diversité des espèces décrite par Denslow (1985) prédit que la richesse des espèces de semis, d'arbustes et d'herbes devrait être plus élevée dans les zones à forte présence de loups (puisque la pression de broutage devrait être plus faible et plus proche des niveaux historiques).

Comme indiqué précédemment, l'échelle spatiale à laquelle les espèces répondent aux processus écologiques est déterminée par les caractéristiques du cycle de vie de chaque espèce et est donc susceptible de varier de manière significative. Pour aborder cette question, nous avons mesuré la richesse des espèces sur une gamme d'échelles spatiales (0,01, 1,0, 10, 100, 400 et 1000 m²). De cette façon, nous avons cherché à identifier l'échelle de mesure appropriée pour détecter les réponses à la libération de **l'herbivorie** (mesurée par les changements dans la richesse des espèces) pour chaque forme de croissance de la végétation.

MATERIEL ET METHODES

Site d'étude

Les données ont été recueillies dans toute la forêt nationale de Chequamegon-Nicolet, ainsi que dans diverses forêts d'État et de comté couvrant sept comtés du centre-nord du Wisconsin (Fig. 2). Les forêts du nord du Wisconsin sont une transition entre les forêts à feuilles caduques au sud et les forêts boréales au nord (Pastor & Mladenoff 1992 ; Mladenoff et al. 1993). Les zones humides de cèdre blanc du Nord occupent 5% du paysage forestier (WiDNR 1998). Ce type de communauté se développe sur des sites mal drainés avec un léger écoulement d'eau souterraine, produisant un pH élevé et une richesse en nutriments du sol (Black & Judziewicz 2008). Les peuplements matures de cèdres blancs sont densément ombragés avec des canopées presque fermées. La combinaison de ces caractéristiques fournit les régimes de lumière et la chimie du sol uniques requis par les espèces limitées à ce type de communauté (voir ci-dessous).

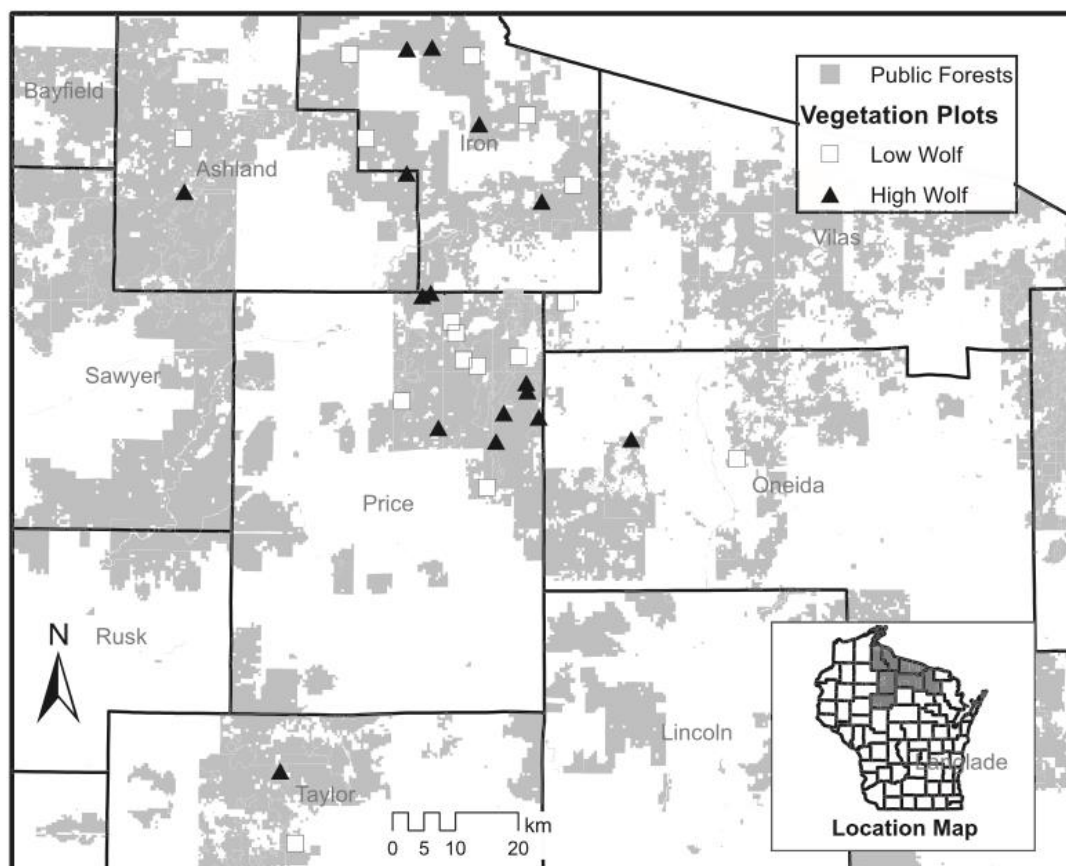


Fig. 2. Zones d'étude dans le nord du Wisconsin. Les triangles noirs indiquent les parcelles de végétation situées dans les zones à forte présence de loups. Les carrés blancs représentent les parcelles de végétation situées dans les zones à faible présence de loups

Les arbres codominants dans les zones humides de cèdres blancs sont le sapin baumier (*Abies balsamea*), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et le frêne noir (*Fraxinus nigra*). L'aulne glutineux (*Alnus incana* subsp. *rugosa*), les houx (*Ilex mucronata* et *I. verticillata*), les noisetiers (*Corylus* spp.) et les chèvrefeuilles (*Lonicera* spp.) sont des arbustes de sous-bois courants. Les zones humides des cèdres sont riches en carex (par exemple *Carex disperma*, *C. trisperma*), en fougères (par exemple *Dryopteris* et *Gymnocarpium* spp.) et en nombreuses fleurs sauvages. Les fleurs sauvages les plus communes sont le *Coptis trifolia*, le *Trientalis borealis*, l'*Aralia nudicaulis*, la *Mitella nuda*, le *Clintonia borealis*, le cornouiller du Canada (*Cornus canadensis*), la maïanthème du Canada (*Maianthemum canadense*) et des arbustes rampants tels que la gaulthérie rampante (*Gaultheria hispidula*), le framboisier nain (*Rubus pubescens*) et la *linnèa borealis*. Parmi les orchidées, citons le cyripède jaune (*Cypripedium parviflorum*), la listera cordata (*Listera cordata*), la *Goodyera repens* (*Goodyera repens*) et la platanthère obtuse (*Platanthera obtusata*).

Conception de la recherche

Les meutes de loups établissent et occupent des territoires qui sont répartis de manière inégale dans le paysage (Mladenoff, Sickley & Wydeven 1999). L'effet des loups sur l'abondance des cerfs et leur comportement de recherche de nourriture est susceptible d'être limité aux endroits continuellement occupés par les meutes de loups. On peut supposer que l'impact des loups augmente avec la taille de la meute et le nombre d'années d'occupation continue du territoire. Comme la taille de la meute et l'étendue du territoire varient d'une année à l'autre, cela crée une mosaïque d'intensité d'impact potentiel dans le paysage. Les estimations de la population de loups du WiDNR ont été établies par piégeage vivant et radiotracking, enquêtes sur les hurlements et enquêtes sur les traces en hiver (Wydeven, Schultz & Thiel 1995). L'étendue des territoires a été délimitée à l'aide de polygones convexes minimums basés sur les radiolocalisations de loups munis de colliers et d'autres indices de présence de loups (Wiedenhoeft & Wydeven 2005).

À l'aide d'ArcGIS, nous avons superposé les territoires actuels des loups aux territoires historiques afin de délimiter les zones qui ont été continuellement occupées pendant environ 10 ans (zones à forte présence de loups) et les zones qui sont restées essentiellement inoccupées depuis la recolonisation de la région par les loups (zones à faible présence de loups). Seuls les sites situés dans les limites de la Chequamegon-Nicolet National Forest, des forêts d'État ou des forêts de comté ont été sélectionnés. Nous avons utilisé les données du Combined Data Systems (CDS) pour la Chequamegon-Nicolet National Forest (USDA 2001) et divers ensembles de données sur les forêts des états et des comtés pour sélectionner les peuplements caractérisés comme étant des zones humides de cèdre blanc du nord. Les peuplements de cèdre blanc situés dans des territoires de loups constamment occupés ont ensuite été jumelés avec le peuplement de cèdre blanc inoccupé le plus proche ayant une superficie et un âge similaires. De cette façon, les parcelles ont été assignées soit à des zones à forte présence de loups (8-10 ans d'occupation récente par les loups), soit à des zones à faible présence de loups (0-3 ans d'occupation récente par les loups). Afin de contrôler l'autocorrélation spatiale et de limiter le potentiel des variables de confusion à produire de fausses associations, nous avons jumelé les sites à forte présence de loup avec les sites à faible présence de loup dans un rayon de quelques kilomètres (Fig. 3).

Enquêtes sur la végétation

Nous avons placé de manière aléatoire une placette de végétation dans chaque peuplement de cèdres blancs présélectionné et nous avons étudié un total de 32 peuplements de cèdres (16 dans les zones de loup faible et 16 dans les zones de loup élevé). Quatorze placettes ont été réalisées en

2008, et 18 placettes ont été réalisées en 2009. Les études de végétation ont suivi le protocole CVS (Carolina Vegetation Survey) développé par Peet, Wentworth & White (1998). Les parcelles étaient composées de 10 modules (10 × 10 m) dans une matrice 2 × 5 (1000 m² au total). Quatre des 10 modules ont fait l'objet d'un échantillonnage intensif, tandis que les autres parcelles n'ont été étudiées que pour la présence d'autres espèces. Deux coins de chacun des modules intensifs ont été échantillonnés pour la présence d'espèces de plantes vasculaires (arbres, arbustes, semis, fougères, herbes, graminées et carex) en utilisant une série de quadrats emboîtés (dont la taille augmente progressivement de 0,01 à 10 m²). Les données sur le pourcentage de couverture ont été estimées visuellement pour chaque module de 100 m² en fonction des classes de couverture suivantes : 0-1%, 1-2%, 2-5%, 5-10%, 10-25%, 25-50%, 50-75%, 75-95%, 95-100%.

L'identification des plantes herbacées est conforme à Black & Judziewicz (2008). Tous les autres noms d'espèces végétales sont conformes à Gleason & Cronquist (1991). En raison du temps requis, l'identification des espèces de graminées et de carex a été abandonnée pour la deuxième saison de terrain.

Analyse des données...

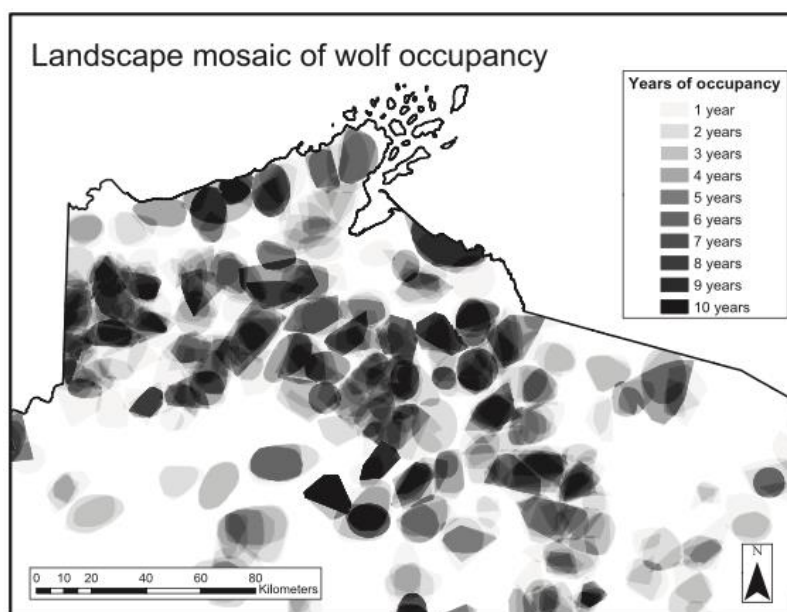


Fig. 3. Intensité de l'impact des loups basée sur 10 ans (1998-2008) de données sur le territoire des meutes de loups (WiDNR). Les années d'occupation représentent la durée d'occupation de la meute de loups. Zones à forte présence de loups = 8-10 ans d'occupation, zones à faible présence de loups = 0-3 ans d'occupation

RESULTATS

Pourcentage de couverture par strate

Nous avons identifié un total de 199 espèces de plantes vasculaires : 23 arbres, 31 arbustes, 98 plantes herbacées, 12 fougères, 5 fougères alliées, 16 carex, 7 herbes, 2 plantes grimpanes, 1 jonc et 4 espèces non indigènes (voir Callan 2010 pour une liste complète). **En général, les sites à forte occupation par le loup présentaient une communauté de sous-bois diversifiée avec une structure verticale complexe** (Fig. 4a). En revanche, les sites à faible occupation par le loup étaient caractérisés par une strate herbacée très limitée et une absence quasi-totale de plantes ligneuses (Fig. 4b). Certains sites à faible occupation par le loup étaient caractérisés par un sous-étage dominé par des fougères mais encore dépourvu de plantes herbacées, d'arbustes et de plants d'arbres.

Le pourcentage de couverture des plantes herbacées était plus élevé dans les zones à forte présence de loups (zones à forte présence de loups : $15,0 \pm 4,4\%$, $N = 16$, zones à faible présence de loups : $8,8 \pm 2,5\%$, $N = 16$, $P < 0,05$), tout comme la couverture combinée d'arbustes et de semis d'arbres (zones à forte densité de loups : $11,2 \pm 4,3\%$, $N = 16$, zones à faible présence de loups : $6,1 \pm 2,1\%$, $N = 16$, $P < 0,05$), tandis que la couverture des fougères était plus faible (zones à forte densité de loups : $6,2 \pm 2,1\%$, $N = 16$, zones à faible présence de loups : $11,6 \pm 5,3\%$, $N = 16$, $P < 0,05$) (Fig. 5). Le pourcentage de couverture des graminées était équivalent dans les zones à faible et à forte densité de loups (zones à forte densité de loups : $0,50 \pm 0,22\%$, $N = 16$, zones à faible taux de loup : $0,59 \pm 0,50\%$, $N = 16$, $P = 0,32$), et la couverture de carex ne différait pas de manière significative (zones à fort loup : $7,4 \pm 4,0$, $N = 16$, zones à faible loup : $4,5 \pm 1,8$, $N = 16$, $P = 0,10$). Le pourcentage de couverture arborée était très similaire entre les zones à fort et à faible taux de loups (zones à fort taux de loups : $69,9 \pm 5,7 \%$, $N = 16$, zones à faible taux de loups : $71,2 \pm 7,4 \%$, $N = 16$, $P = 0,39$).



Fig. 4. Paire de photos de la végétation de sous-bois dans la Chequamegon- Nicolet National Forest, WI. (a) montre une zone à forte présence de loups (dans le territoire de la meute de Bootjack Lake) et (b) montre une zone à faible présence de loups (dans la zone tampon entre la meute de Bootjack Lake et celle de Miles Lake)

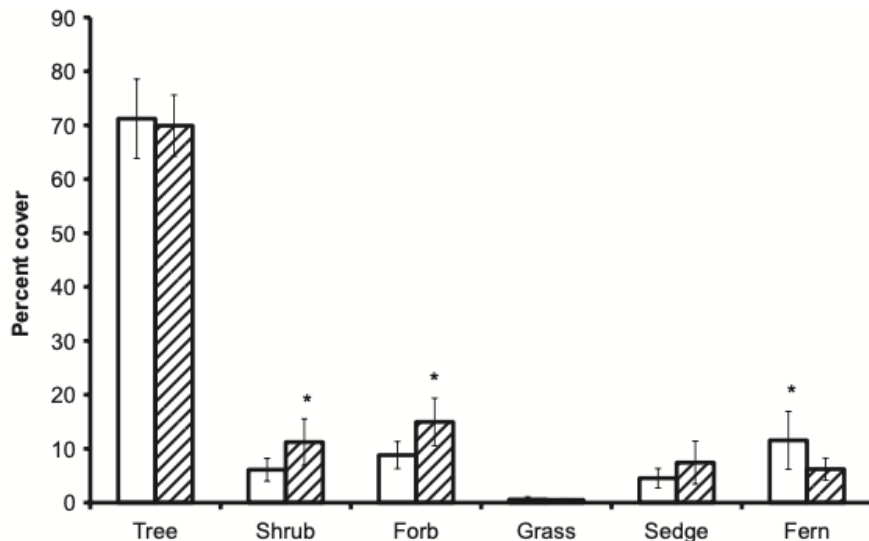


Fig. 5. Pourcentage moyen de couverture des parcelles à forte et à faible superficie de loup dans 6 formes de croissance de la végétation (plantes herbacées, arbustes, arbres, fougères, graminées et carex) avec des intervalles de confiance de 95 %. Les valeurs sont des moyennes géométriques des classes de couverture (0-1%, 1-2%, 2-5%, 5-10%, 10-25%, 25-50%, 50-75%, 75-95%, 95-100%). Les barres hachurées représentent les zones de loups élevés. Les astérisques indiquent des différences significatives ($P < 0,05$)

Relations espèce-zone

Lorsque toutes les espèces ont été incluses dans l'analyse, les courbes espèces-aires dans les zones à haut niveau de loup tendaient vers une plus grande richesse alpha (c) pour toutes les espèces combinées (Tableau 1), mais cette différence n'était pas significative ($P = 0,10$). La richesse bêta (z) variait de 0,27 à 0,35 sur l'ensemble des sites, mais était similaire entre les zones à loups faibles et les zones à loups élevés. Lorsque la richesse en espèces des plantes de sous-bois a été décomposée en formes de croissance de la végétation en fonction de leur réponse hypothétique à l'herbivorie, les différences entre les zones à forte et à faible densité de loups étaient plus prononcées (Tableau 1). La richesse alpha des plantes herbacées était beaucoup plus élevée dans les zones à loups élevés ($P < 0,001$), tout comme la richesse alpha des arbustes ($P < 0,05$). De façon surprenante, la richesse alpha des fougères était en fait plus élevée dans les zones à loups élevés ($P < 0,05$), et la richesse alpha des carex avait tendance à être plus élevée dans les zones à loups élevés, mais cette différence n'était pas significative ($P < 0,10$). Une fois encore, la richesse bêta était équivalente entre les zones à forte et à faible densité de loups pour toutes les formes de croissance de la végétation.

Tableau 1. Valeurs de la pente (z ou richesse bêta), de l'ordonnée à l'origine (c ou richesse alpha) et du coefficient de corrélation (r^2) en fonction de la forme de croissance de la végétation pour les courbes espèces-surface des peuplements de thuyas géants à faible et forte occupation par les loups. Les valeurs entre parenthèses représentent des intervalles de confiance à 95%

	Low wolf areas			High wolf areas		
	z	c	r^2	z	c	r^2
All Species	0.32 (0.30–0.35)	8.98 (7.34–10.99)	0.94	0.32 (0.30–0.35)	10.82 (9.16–12.79)	0.96
Forbs	0.24 (0.22–0.26)	3.82 (3.33–4.39)	0.91	0.24 (0.22–0.26)	5.42 (4.84–6.05)	0.93
Shrubs	0.30 (0.29–0.31)	1.35 (1.20–1.51)	0.95	0.32 (0.31–0.33)	1.57 (1.40–1.76)	0.95
Seedlings	0.26 (0.25–0.27)	1.20 (1.04–1.37)	0.96	0.27 (0.25–0.29)	1.25 (1.00–1.54)	0.93
Trees	0.22 (0.21–0.23)	0.76 (0.60–0.93)	0.87	0.21 (0.19–0.23)	0.78 (0.63–0.95)	0.86
Ferns	0.22 (0.20–0.24)	0.94 (0.71–1.20)	0.81	0.24 (0.23–0.25)	1.24 (1.09–1.41)	0.94
Grasses	0.20 (0.16–0.24)	0.52 (0.42–0.62)	0.83	0.21 (0.18–0.24)	0.60 (0.36–0.92)	0.77
Sedges	0.23 (0.20–0.26)	1.37 (1.00–1.83)	0.86	0.21 (0.23–0.25)	1.80 (1.41–2.27)	0.91

Comme prévu pour une **réponse trophique**, la richesse en espèces d'arbustes à l'échelle locale (10 m²) était significativement plus élevée dans les zones à fort taux de loups (zones à fort taux de loups : $10,7 \pm 0,9$, zones à faible taux de loups : $7,5 \pm 0,9$, $N = 16$, $P < 0,0001$), tout comme la richesse en espèces d'arbustes [zones à fort taux de loups : $4,4 \pm 0,4$, zones à faible présence de loups : $3,2 \pm 0,5$, $N = 16$, $P < 0,001$] (Fig. 6). **Contrairement** à nos attentes, la richesse en espèces des fougères était plus élevée à l'échelle de 10 m² (zones à fort taux de loup : $2,99 \pm 0,3$, zones à faible taux de loup : $2,08 \pm 0,47$, $N = 16$, $P < 0,01$). La richesse en espèces de carex était plus élevée dans les zones à forte présence de loups à la plus petite échelle spatiale mesurée, soit 0,01 m² (zones à forte présence de loups : $0,47 \pm 0,16$, zones à faible présence de loups : $0,23 \pm 0,14$, $N = 7$, $P < 0,05$), mais cette tendance était basée sur un échantillon limité et n'a pas été observée à d'autres échelles spatiales. La richesse des espèces d'arbres, de semis et d'herbes était similaire entre les zones à faible et à fort taux de loups à toutes les échelles.

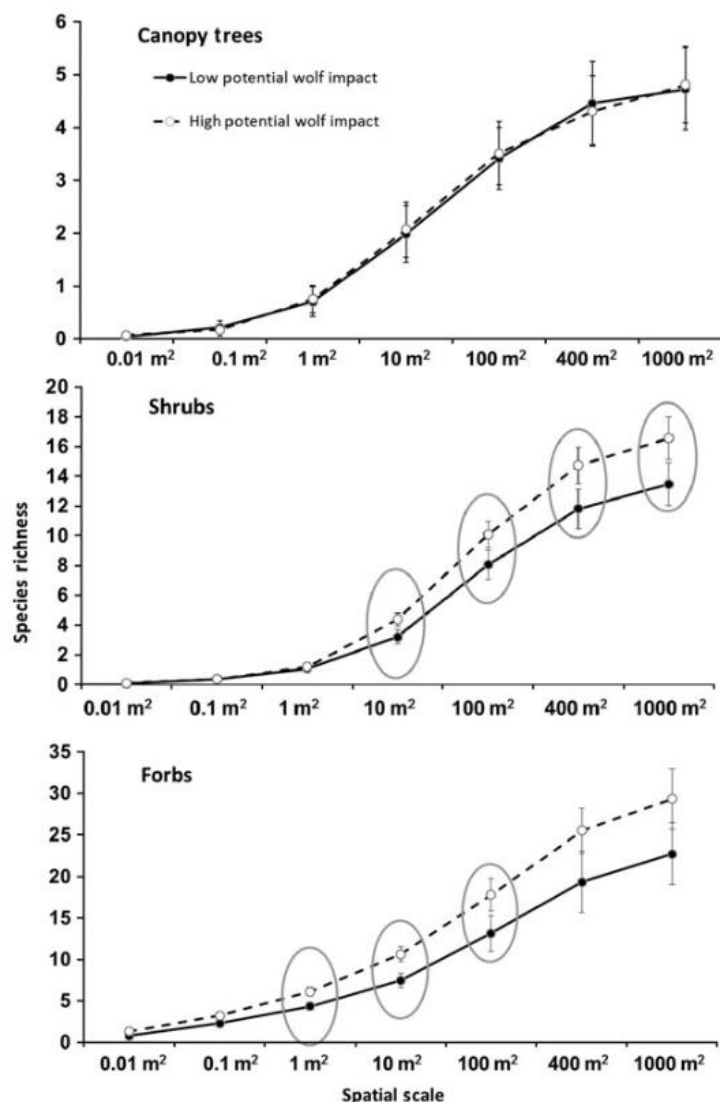


Fig. 6. Courbes d'espèces-aires pour les zones à forte et à faible densité de loups affichées sur sept échelles spatiales pour les arbres de la canopée, les plantes herbacées et les arbustes. Les points de données des zones à forte présence de loups sont représentés par des cercles ouverts et des lignes pointillées. Les points de données représentent le nombre moyen d'espèces à chaque échelle pour chaque parcelle. Les échelles sur l'axe des y (nombre d'espèces végétales) varient en fonction de la richesse maximale en espèces pour chaque forme de croissance de la végétation. Les intervalles de l'axe des X ne sont pas à l'échelle

DISCUSSION

Comme prévu, le pourcentage de couverture des plantes herbacées était en moyenne 70% plus élevé dans les zones à haut niveau de loup, et la richesse en espèces des plantes herbacées était 43% plus élevée (à l'échelle de 10 m²). Les arbustes ont montré une tendance similaire avec un pourcentage de couverture 84% plus élevé pour les semis et les arbustes groupés et une richesse en espèces 39% plus élevée pour les arbustes seuls. Le pourcentage de couverture des fougères était inférieur de 47% dans les zones de loup élevé. Bien que nous nous attendions à une plus grande richesse en espèces de semis d'arbres dans les sites à fort impact sur le loup/faible impact sur le cerf (Tilghman 1989), cette tendance n'a pas été observée. La présence d'espèces de semis peut être davantage liée à la proximité des sources de graines (adultes dans la canopée) et moins liée à la pression de broutage. Le pourcentage de couverture arborée presque équivalent entre les zones à forte et faible présence de loups élimine la possibilité que des différences dans la disponibilité de la lumière soient responsables des différences observées dans le pourcentage de couverture des strates inférieures.

La similitude du pourcentage de couverture des herbes dans les zones à forte et à faible présence de loups était incompatible avec nos prévisions d'une réponse trophique descendante, puisque des études précédentes indiquaient une relation positive indirecte entre la pression de broutage du cerf et le pourcentage de couverture des espèces d'herbes. Presque toutes les estimations visuelles de la couverture d'herbe tombaient dans la même classe de couverture : 0-1%. Cette zone représente environ 1 m² d'un module de 100 m². Le pourcentage de couverture des graminées et des carex devra peut-être être estimé à des échelles plus fines que le module de 100 m². Les données suggèrent que les carex peuvent en fait être plus abondants dans les zones de loup élevé. Il est possible que les espèces de carex des marécages de cèdre blanc du Nord répondent négativement au broutage du cerf de Virginie, même s'il a été démontré que les *Carex* spp. répondent collectivement de manière positive dans d'autres types de végétation (Wiegmann & Waller 2006).

La similarité des valeurs z (richesse bêta) entre les zones à loup élevé et faible suggère que l'herbivorie peut avoir peu ou pas d'impact sur le renouvellement des espèces, l'hétérogénéité de l'habitat ou les effets de masse. Bien que nous ayons observé des différences cohérentes à des échelles plus larges, celles-ci peuvent être dues à des différences locales se propageant à travers des échelles d'observation plus élevées. La réduction de l'intensité du broutage limite la capacité de quelques espèces résistantes au broutage à devenir localement dominantes, augmentant ainsi la richesse des espèces à l'échelle locale. En outre, l'augmentation de la richesse des espèces peut être étroitement liée à l'augmentation de la densité des individus à l'échelle locale. Ce schéma a été observé dans les communautés végétales tempérées et tropicales (Denslow 1995 ; Busing & White 1997 ; Hubbell 2001 ; Schnitzer & Carson 2001).

La richesse en espèces végétales est déterminée par des processus liés qui agissent de manière différentielle sur les petites, moyennes et grandes échelles spatiales (Schmidha & Wilson 1985). La richesse des espèces à petite échelle (< 1 m²) est une conséquence de la compétition directe et des relations de niche (variabilité dans l'utilisation et l'allocation des ressources). Aux échelles intermédiaires (1-100 m²), la richesse en espèces est davantage une conséquence de l'hétérogénéité des microhabitats favorisant la coexistence d'espèces ayant des exigences différentes en matière d'habitat. À des échelles supérieures à 100 m², la richesse des espèces est plus probablement déterminée par l'immigration de graines provenant d'habitats sources (dynamique de « l'effet de

masse», Schmidta & Whitaker 1981). À cette échelle, la mesure dans laquelle la communauté végétale est liée au pool d'espèces régional devient le processus dominant qui détermine le recrutement local et, en fin de compte, la richesse des espèces (Rogers et al. 2009). Si nous avons effectué des relevés à des échelles inférieures à 1000 m², nous pourrions nous attendre à un point de convergence de la richesse en espèces entre les zones de loup élevé et de loup faible. Cependant, l'occupation parcellaire des peuplements de cèdres et la dynamique des métapopulations pourraient devenir des processus dominants à cette échelle, supplantant les relations entre les espèces et la surface et renforçant ou affaiblissant les différences de richesse spécifique entre les zones à forte et à faible densité de loups.

L'échantillonnage à **plusieurs échelles** a révélé que notre capacité à détecter des différences dans la richesse des espèces n'était pas cohérente entre les formes de croissance de la végétation. Sur la base des moyennes et des intervalles de confiance à 95%, les plantes herbacées présentent une réponse plus forte à des échelles plus fines (1-100 m²), tandis que les arbustes présentent une réponse à des échelles plus larges (10-1000 m²). La conception des futures recherches devrait intégrer l'échelle appropriée afin de détecter efficacement les effets descendants. **De nombreuses études sur la végétation sont menées à l'échelle de 1 m², ce qui risque de ne pas tenir compte des différences significatives dans la richesse des espèces d'arbustes.** On ne sait pas si ces échelles sont appropriées pour les types de communautés autres que les zones humides de cèdre blanc du Nord. Cependant, il est probable que les échelles pertinentes sont déterminées par le processus **d'herbivorie** du cerf lui-même et devraient être similaires quel que soit le type de couverture forestière.

Malheureusement, les relations réciproques entre les niveaux trophiques, comme celles trouvées par McLaren & Peterson (1994) entre les loups, les élans et les sapins baumiers sur l'île Royale, font défaut au Wisconsin. Actuellement, des données sur le cerf sont disponibles pour les dernières décennies, mais seulement à l'échelle très grossière des blocs de gestion du cerf (WiDNR 2010). Comme la plupart des zones à faible et à fort taux de loups de notre étude se trouvaient dans la même unité de gestion du cerf, nous avons considéré que les données existantes sur le cerf n'étaient pas adaptées à l'échelle de cette étude. **Les recherches futures devraient se concentrer sur le suivi de l'abondance des cerfs et/ou de leur comportement de recherche de nourriture en même temps que l'occupation par les loups et la réponse de la végétation.**

Plusieurs facteurs qui bénéficient à la fois à la diversité végétale et à la qualité de l'habitat du loup, indépendamment de la densité de cerfs et de toute sorte d'effets trophiques, pourraient aboutir au schéma que nous avons documenté. **En particulier, il a été démontré que la densité des routes est négativement corrélée à la fois à la diversité végétale (Findlay & Houlihan 1997 ; Watkins et al. 2003) et à la sélection de l'habitat du loup** (Mladenoff et al. 1995). En outre, la végétation de sous-bois des peuplements de cèdres blancs pourrait être davantage influencée par l'hydrologie et les effets de bordure que par les effets trophiques. La connectivité au niveau du paysage entre les peuplements de cèdres est susceptible d'influencer les effets de masse. Un effet ascendant pourrait également être à l'origine des schémas observés. Les zones présentant une grande diversité végétale peuvent attirer et maintenir des densités de cerfs plus élevées, qui à leur tour favorisent l'établissement réussi des meutes de loups. Il est nécessaire de poursuivre les recherches visant à éliminer les facteurs de confusion et à différencier les effets **descendants** (Top-down) et **ascendants** (Bottom-up).

Nos résultats fournissent des preuves corrélatives convaincantes des effets trophiques descendants générés par le rétablissement de la population de loups du Wisconsin. En abordant l'impact du loup à l'échelle de l'étendue du territoire des loups, au lieu de la présence/absence de loups pour des régions entières, nous avons pu avoir à la fois une réplication des « traitements » ($n = 16$) et des sites témoins comparables ($n = 16$). Nous avons également identifié la richesse des espèces de plantes herbacées et d'arbustes dans les zones humides de cèdre blanc du Nord comme des réponses idéales au niveau de la communauté pour détecter les cascades trophiques impliquant les loups et les cerfs de Virginie dans les forêts boréales de la région des Grands Lacs.

Le plan d'échantillonnage spatialement hiérarchique que nous avons mis au point pour analyser les données de recensement de la faune en conjonction avec les données sur la végétation fournit un modèle pour aborder d'autres impacts écologiques à grande échelle. Quel que soit le processus en question, les approches multi-échelles nous permettent de déterminer l'échelle à laquelle un modèle devient détectable. La capacité de détecter de tels signaux au-dessus du bruit ambiant de la variation écologique est essentielle pour comprendre la relation entre le modèle et le processus.

Si les méthodes employées ici étaient appliquées à d'autres types de forêts, nous pourrions prédire les effets à long terme, à l'échelle régionale, de la réintroduction de prédateurs supérieurs dans ce système et dans d'autres systèmes terrestres. Nos résultats indiquent que le rétablissement du loup dans d'autres régions d'Amérique du Nord (comme le nord-est des États-Unis) pourrait être vital pour le maintien de l'intégrité écologique des zones humides de cèdres blancs du Nord (et potentiellement d'autres systèmes forestiers tempérés et boréaux). Il convient d'examiner attentivement si les efforts doivent être axés sur la réintroduction des loups ou sur l'augmentation de la connectivité entre les populations de loups existantes et l'habitat inoccupé des loups.