

L'effet de la taille du groupe sur la reproduction des loups gris dépend de la densité

Animal Conservation

ZSL
LET'S WORK
FOR WILDLIFE

Animal Conservation. Print ISSN 1367-9430

The effect of group size on reproduction in cooperatively breeding gray wolves depends on density

D. E. Ausband  & M. S. Mitchell

U.S. Geological Survey, Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, MT, USA

Résumé

Chez les espèces à reproduction coopérative, la **taille des groupes** est souvent liée de manière positive au succès de la reproduction et à la **persistance** du groupe. Cependant, nous comprenons mal comment la taille des groupes au sein d'une population affecte la reproduction, en particulier lorsque la densité varie. Nous avons émis l'hypothèse qu'à **faible densité**, les loups en petits et grands groupes auraient des taux de reproduction similaires. En revanche, à des **densités élevées**, les loups des petits groupes auraient des taux de reproduction inférieurs à ceux des grands groupes. À l'aide de données empiriques provenant de loups portant des colliers émetteurs en Idaho et dans le parc national de Yellowstone, au Wyoming aux États-Unis (1996-2012), nous avons comparé les **taux de reproduction** (c'est-à-dire la proportion de loups qui se reproduisent, la taille des portées, la survie des petits) entre les petits et les grands groupes de loups en fonction des fluctuations de la densité au sein des populations. Les **taux de reproduction** étaient généralement plus faibles pour les individus des petits groupes que pour ceux des grands groupes, en particulier lorsque la densité augmentait. La **survie des petits** était cependant légèrement plus élevée pour les loups des petits groupes que pour ceux des grands groupes, sauf à des densités très élevées. La polygamie augmente avec la densité, quelle que soit la taille du groupe, ce qui suggère l'existence d'un **seuil de polygamie** chez les loups. Les groupes de grande taille ont entraîné moins d'échecs de parturition, plus de femelles reproductrices par groupe, des portées de plus grande taille et, finalement, plus de petits recrutés par groupe. La taille importante des groupes semble avantageuse pour plusieurs aspects de la reproduction, mais pas tous, en particulier lorsque la densité de population est élevée.

INTRODUCTION

La **reproduction coopérative** fait généralement référence à la prise en charge partagée de jeunes apparentés ou non au sein d'un groupe (Solomon et French, 1997). Chez les mammifères, des études de manipulation et d'observation ont montré que la présence **d'auxiliaires** non reproducteurs dans un groupe améliore le succès de la reproduction, la santé des reproducteurs et la persistance du groupe (Clutton-Brock, 2006 ; Courchamp et al., 2000 ; Courchamp et Macdonald, 2001 ; Courchamp et al., 2002 ; Solomon et French, 1997).

Les avantages de la vie en grand groupe peuvent être particulièrement marqués pour les carnivores territoriaux. Une grande taille de groupe peut augmenter le succès de la chasse (Carbone et al., 2005 ; Creel et Creel, 1995 ; Fanshawe et Fitzgibbon, 1993 ; MacNulty et al., 2014) bien qu'il puisse

y avoir des tailles de groupe intermédiaires qui conduisent à un maximum de bénéfiques par tête pour les membres du groupe (Creel et Creel, 1995). Une taille de groupe plus importante peut également augmenter la capacité à défendre avec succès un territoire et sa progéniture contre la prédation (Cassidy et al., 2015 ; Courchamp et al., 1999 ; Courchamp et al., 2002 ; Creel et Creel, 1995 ; Packer et al., 1990 ; Whitman et al., 2004). Pourtant, les avantages d'une plus grande taille de groupe peuvent varier en fonction de la densité des congénères lorsque les ressources sont inégales et limitées. Par exemple, lorsque la densité augmente, les individus des grands groupes peuvent être en mesure de sécuriser et de défendre des territoires de haute qualité (c'est-à-dire ceux où les ressources limitantes sont abondantes) et de fournir et de garder leur progéniture avec plus de succès que ceux des petits groupes (Ausband et al., 2016 ; Cassidy et al., 2015 ; Courchamp et al., 1999 ; Ruprecht et al., 2012).

Dans certaines populations, l'immigration peut atténuer les effets de la mortalité sur des échelles de temps relativement courtes, mais cette mortalité peut affecter la structure sociale du groupe, **l'apprentissage**, le comportement d'entraide et l'évolution sur des périodes plus longues (Haber, 1996 ; Rutledge et al., 2010). **En raison de leur structure hiérarchique et de leur dépendance vis-à-vis des autres membres du groupe, la mortalité peut affecter les espèces vivant en groupe de manière complexe.** Par exemple, les individus des groupes d'éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) qui ont connu des taux de braconnage plus élevés, et en particulier lorsqu'ils ont perdu des femelles plus âgées, ont eu des taux de reproduction plus faibles malgré la survie continue des femelles les plus aptes à se reproduire (Gobush et al., 2008). De plus, le taux d'extinction des groupes de loups gris se reproduisant en coopération était de 33 à 38% après la perte de reproducteur, mais la survie des petits restants était plus importante dans les groupes qui avaient plus **d'aides** non reproducteurs (Borg et al., 2015 ; Brainerd et al., 2008). **Les effets de la mortalité de ces animaux peuvent être plus que la simple soustraction d'un animal de la taille du groupe ; les effets peuvent dépendre du statut de l'animal perdu mais aussi des individus qui restent dans le groupe.**

Bateman et al. (2011) ont affirmé que le fait de savoir comment les naissances et les mortalités sont affectés à la fois par la densité de population et la taille du groupe améliorerait notre compréhension des populations de reproducteurs coopératifs. En tenant compte de la proposition de Bateman et al. (2011), nous avons estimé les taux de reproduction des individus dans une population recolonisante de reproducteurs coopératifs. Nous avons ensuite utilisé ces taux de reproduction pour poser des questions importantes sur la façon dont les avantages d'une plus grande taille de groupe généralement observée chez les reproducteurs coopératifs pourraient varier avec la densité. Plus précisément, nous voulions savoir comment la taille du groupe affecte les taux de reproduction chez un reproducteur coopératif en fonction de la densité.

À de **faibles densités** de population et dans un habitat approprié, les individus en petits groupes peuvent être en mesure d'obtenir les ressources dont ils ont besoin aussi bien que les individus en grands groupes. La sélection, cependant, a favorisé de nombreuses espèces à reproduction coopérative qui vivent dans des groupes familiaux relativement grands et **multigénérationnels** (Solomon et French, 1997). Ainsi, à des densités de population **élevées**, les avantages de vivre dans un groupe plus grand devraient devenir plus prononcés à mesure que la concurrence pour les ressources limitées entre les groupes augmente. Par ailleurs, les grands groupes peuvent connaître une concurrence intragroupe plus forte, ce qui entraîne une baisse de la survie de la progéniture et des taux de dispersion plus élevés. **La taille optimale des groupes peut également être plus faible lorsque la densité de population est élevée.** Enfin, si le recrutement est simultanément influencé

par la taille des groupes et la densité, la distribution des tailles de groupes au sein d'une population peut affecter la trajectoire de la population et donc les décisions de gestion et de conservation.

Les loups gris sont territoriaux et les individus sexuellement matures (≥ 22 mois) se dispersent à partir de leurs groupes natals en établissant leurs propres territoires ou en rejoignant des groupes existants. Les réintroductions dans un habitat vacant dans le nord des Rocheuses Américaines (Bangs et Fritts, 1996) fournissent un cadre idéal pour évaluer l'influence relative de la **densité** sur la reproduction. Les prélèvements de la population de loups des Rocheuses ont commencé en 2009. Bien que des déclin de la taille et de la densité des groupes aient été documentés (Ausband et al., 2017 ; Bassing et al., 2020), nous ne savons pas comment ces déclin pourraient affecter le potentiel reproductif de cette population, si tant est qu'il le soit. Nous avons estimé et comparé plusieurs taux de reproduction d'individus en petits et grands groupes à l'aide de données empiriques recueillies auprès de loups porteurs de colliers émetteurs en Idaho et dans le parc national de Yellowstone (YNP), Wyoming, États-Unis, pendant une période de récupération et de recolonisation des loups (1996-2012).

Nous avons émis **l'hypothèse** qu'une grande taille de groupe chez les reproducteurs coopératifs est bénéfique aux taux de reproduction principalement à des densités de population supérieures à la moyenne. Plus précisément, nous avons prédit que (1) les taux de reproduction des loups seraient similaires entre les petits et les grands groupes à des densités inférieures à la moyenne, et (2) qu'avec l'augmentation de la densité, les taux de reproduction diminueraient pour les petits groupes, tandis que les taux de reproduction seraient maintenus dans les grands groupes.

MATERIEL ET METHODES

En Idaho et dans le parc national de Yellowstone, les données ont été obtenues en suivant des individus munis de colliers émetteurs et en observant des groupes et des petits à partir d'avions et d'enquêtes au sol sur les sites d'élevage des petits (c'est-à-dire les tanières, les sites de rendez-vous ; Mack et al, 2002 ; Mack et Holyan, 2003 ; Mack et Laudon, 1998 ; Phillips et Smith, 1997 ; Smith et Guernsey, 2002 ; Smith et al., 1999 ; Smith et al., 2000 ; Smith et al., 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013). Les groupes ont été considérés comme distincts lorsque les membres porteurs de colliers radio n'ont pas été observés ensemble par le personnel de la tribu et de l'agence sur les sites d'élevage des petits ou pendant les vols de suivi radio-téléométrique. **Les groupes ont généralement occupé le même territoire et les mêmes zones au fil du temps.** Si un groupe entier se dissolvait ou était éliminé (ex. : action de contrôle), tous les loups réoccupant la zone devenaient un nouveau groupe. Les comptages d'individus étaient fréquents, en particulier en décembre, lorsque des comptages de petits et de taille de groupe étaient effectués dans le cadre des exigences annuelles de la réglementation du Endangered Species Act. Nous avons cessé d'utiliser les données de l'Idaho après 2002 car la population a dépassé les 300 animaux et la surveillance est devenue plus difficile, ce qui a donné lieu à des groupes sans membres porteurs de colliers émetteurs et à des données progressivement plus incomplètes au fil du temps. **La population de loups du parc national de Yellowstone est généralement assez petite (environ 100-150 loups) avec >1 membre porteur de collier radio dans chaque groupe.** De nombreux loups de Yellowstone occupent un paysage avec un habitat relativement ouvert et de longues vues, ainsi de nombreux groupes de loups sont observés plusieurs fois par semaine par le public et le personnel des agences. Nous avons calculé le succès de la parturition (c'est-à-dire le nombre de petits observés sur un site d'élevage), le nombre de femelles reproductrices dans un groupe (c'est-à-dire le nombre de tanières

distinctes documentées), la taille des portées (c'est-à-dire le nombre de petits observés sur les sites d'élevage), la probabilité de survie des petits (c'est-à-dire sur la période du 15 avril au 31 décembre) pour les groupes et les populations de loups en utilisant les comptages rapportés au U.S. Fish and Wildlife Service pour la documentation du rétablissement des loups en Idaho et dans le parc national de Yellowstone. Nous avons estimé la densité des loups (loups/ 1000 km²) en additionnant le nombre de loups adultes et en le divisant par la superficie, séparément pour la partie nord de l'aire de répartition de Yellowstone (à l'intérieur du YNP uniquement ; 1562 km²), l'intérieur de Yellowstone (7458 km²), et la zone de récupération des loups de l'Idaho (75 070 km²). Les taux de reproduction ont été compilés par groupe de loups (par exemple, le nombre de femelles reproductrices par groupe), à l'exception de la taille des portées qui a été calculée par femelle reproductrice dans un groupe.

Nous avons utilisé des **modèles d'effets mixtes généralisés** pour tester l'influence des classes de taille de groupe (c'est-à-dire le nombre d'adultes) et de densité sur les six taux de reproduction mentionnés ci-dessus : succès de la parturition, présence de >1 femelle reproductrice, nombre de femelles reproductrices, taille de la portée, survie des petits et nombre total de petits recrutés par groupe annuellement. **Nous ne soupçonnions pas qu'une augmentation d'une unité de la taille du groupe aurait des effets sur la reproduction.** Nous étions plutôt intéressés par l'avantage de la taille relative du groupe et par le fait de savoir si les grands groupes rivalisaient avec les petits groupes, ainsi nous avons défini **1-4 adultes** comme un **petit groupe** (Smith et al., 2010b) et **≥8 loups adultes** constituaient un **grand groupe**. En plus de notre désir de tester l'avantage relatif de la taille du groupe, ces **points de rupture** ont été choisis en partie sur la base de splines reliant la taille du groupe et diverses composantes de la reproduction chez les loups individuels (Stahler et al., 2013). Nous avons inclus une covariable de « densité × taille du groupe » pour tester un effet d'interaction de la densité et de la taille du groupe sur les taux de reproduction. Le coefficient de corrélation de Pearson entre la densité et la taille du groupe était de 0,45. **La densité a été centrée en soustrayant la densité moyenne globale de chaque valeur afin que les covariables d'interaction modélisées soient facilement interprétables.** Pour les modèles où la variable de réponse était des données de comptage, nous avons supposé une distribution de Poisson et utilisé une fonction de liaison logarithmique (O'Hara et Kotze, 2010). Nous n'avons trouvé aucune preuve de surdispersion dans nos données (valeurs < 1,5) et avons considéré que les modèles de Poisson étaient appropriés. Dans les modèles avec des variables de réponse binaires, nous avons supposé une distribution binomiale avec une fonction de lien logit. Nous avons inclus un intercept aléatoire croisé pour le groupe dans tous les modèles. Nous avons permis aux groupes d'occuper à la fois les états « petit » et « grand » dans notre modèle, en fonction de la taille du groupe pour une année donnée. Nous avons utilisé les packs `glmm` et `lme4` du programme R (V. 3.2.2) pour les tests statistiques et nous avons considéré que les covariables avaient une influence biologique si les intervalles de confiance de 95% du profil de vraisemblance ne chevauchaient pas 0.

RESULTATS

La densité de population a fortement varié au cours de notre étude, allant de 0,57 loup/1000 km² dans l'Idaho en 1996 à un maximum de 54,9 loups/1000 km² dans le parc national de Yellowstone en 2008. La densité moyenne était de 14,1 loups/1000 km². Pour trois des cinq composantes de la reproduction que nous avons considérées, il y avait une interaction significative entre la taille des groupes et la densité (Tableau 1 ; Figures 1-3). Il n'y avait pas d'effet d'interaction significatif entre la densité et la taille des groupes, que ce soit pour la probabilité de présence de plusieurs femelles

reproductrices ou pour le nombre total de femelles reproductrices (Tableau 1). La probabilité qu'un groupe contienne >1 femelle reproductrice et le nombre total de femelles reproductrices par groupe ont augmenté avec la densité de population pour toutes les tailles de groupe (Tableau 1). Nous avons constaté que les **petits groupes** avaient des taux de parturition réussie plus faibles (c'est-à-dire plus susceptibles de ne pas produire de petits) et une taille moyenne de portée plus petite lorsqu'ils se reproduisaient que les **grands groupes** et il y avait une interaction négative avec la densité (Tableau 1 ; Figures 2 et 3). La **densité** a eu un **effet négatif** sur la survie des petits pour tous les groupes, bien que les petits groupes aient généralement un taux de survie des petits supérieur ou égal à celui des grands groupes. En fin de compte, les petits groupes ont recruté moins de petits que les grands groupes en raison de la petite taille des portées et de l'échec de la parturition. Ces effets étaient plus prononcés lorsque la densité augmentait (Tableau 1).

Tableau 1 Taux de reproduction en fonction de l'augmentation de la taille du groupe et de la densité de population pour les loups gris de l'Idaho et du parc national de Yellowstone, États-Unis, 1996-2012

Reproductive rate	<i>n</i>	Covariate β (SE)	95% CI
Successful parturition (pups observed)	160	Density: 0.06 (0.04) Small: -1.14 (0.57) Small*Density: -0.10 (0.04) Group RE: variance = 0.0, SD = 0.0	0.0 to 0.16 -2.46 to -0.05 -0.20 to -0.03
Presence of >1 breeding female ^a	160	Density: 0.06 (0.02) Small: -0.48 (0.84) Group RE: variance = 3.3, SD = 1.8	-0.01 to 0.10 -1.93 to 3.94
No. of breeding females ^a	160	Density: 0.01 (0.004) Small: -0.14 (0.15) Group RE: variance = 0.0, SD = 0.0	0.00 to 0.02 -0.44 to 0.16
Litter size	262	Density: 0.003 (0.003) Small: -0.34 (0.10) Small*Density: -0.01 (0.006) Group RE: variance = 0.09, SD = 0.30	-0.003 to 0.01 -0.54 to -0.15 -0.03 to 0.00
Pup survival	849	Density: -0.07 (0.01) Small: 0.78 (0.32) Small*Density: -0.04 (0.02) Group RE: variance = 2.7, SD = 1.6	-0.09 to -0.05 0.17 to 1.43 -0.08 to 0.00
Total pups recruited	161	Density: 0.00 (0.00) Small: -0.20 (0.11) Small*Density: -0.02 (0.00) Group RE: variance = 0.18, SD = 0.43	-0.01 to 0.00 -0.43 to 0.03 -0.03 to 0.00

Paramètres β (SE) pour l'influence des covariables sur les taux de reproduction dérivés de modèles à effets mixtes. Petits groupes = 1-4 adultes et grands groupes = ≥ 8 loups adultes. Les grands groupes constituaient la catégorie de référence. La taille de l'échantillon (*n*) est le nombre d'années de groupe utilisées dans les analyses. Les covariables en gras avec des IC à 95% qui ne chevauchaient pas 0 ont été considérées comme influentes. Nous avons considéré que la densité et son influence sur la Présence de >1 femelle reproductrice étaient significatives bien qu'elles chevauchent légèrement 0 (c'est-à-dire 0,01). Nous rapportons la variance et l'écart-type modélisés pour l'effet des intercepts aléatoires (RE).

^a Indique que le modèle supérieur ne contient pas de terme d'interaction densité x taille du groupe.

DISCUSSION

Les loups en groupes plus importants avaient généralement des taux de reproduction plus élevés, mais cet effet était plus prononcé lorsque la densité était supérieure à la moyenne. En fin de compte, la *fitness* des individus d'une population de reproducteurs coopératifs dépendant de ressources distribuées de manière inégale (Macdonald et al., 2004) devrait être fortement affectée par la taille du groupe et la densité de la population. L'augmentation de la densité a produit des taux plus élevés de **polygamie** (c'est-à-dire plusieurs femelles reproductrices) pour toutes les tailles de groupe, ce qui suggère l'existence d'un **seuil** de polygamie chez les loups (Ausband, 2018 ; Orians, 1969).

Smith et al. (2010*b*) ont constaté que les individus des **petits groupes** présentaient des taux de mortalité (c'est-à-dire des ratios de risque) plus élevés que ceux des grands groupes, mais l'effet était faible. Nous avons constaté que la survie des petits était systématiquement plus élevée pour les loups en petits groupes que pour les grands groupes, sauf à des **densités très élevées** (c'est-à-dire >27 loups/1000 km²). Les louveteaux des grands groupes peuvent avoir un taux de survie réduit en raison de la compétition avec les loups subadultes de leur groupe qui peuvent intercepter la nourriture sur les sites d'élevage des petits ou empêcher les louveteaux de se nourrir sur les sites de chasse. Plusieurs des **taux de reproduction** que nous avons estimés (i.e. parturition réussie, taille de la portée) étaient cependant plus élevés pour les loups en **grands groupes** que pour ceux en petits groupes, en particulier lorsque la densité de la population augmentait. À **haute densité**, la reproduction des loups en petits groupes semblait être plus influencée par une augmentation des échecs de reproduction et des tailles de portée plus petites lorsqu'ils réussissaient à se reproduire. Stahler et al. (2013) ont également montré que les femelles reproductrices en grands groupes produisaient des portées de louveteaux plus importantes, mais cet effet s'est atténué lorsque la taille du groupe était >8 loups. La capacité accrue des grands groupes à **concurrencer** avec succès leurs congénères ainsi que d'autres espèces peut expliquer ces différences. Des **infanticides** peuvent se produire pendant la saison d'élevage des petits (Smith et al., 2015*b*) et les loups bénéficient d'une taille de groupe accrue lors des confrontations avec d'autres loups (Cassidy et al., 2015) et peut-être aussi d'autres espèces. Il est possible que l'échec de la reproduction ait été le résultat d'un infanticide au début de la saison d'élevage des petits. La garde efficace des petits dans un environnement riche en prédateurs peut être difficile pour les petits groupes et, couplée à une condition corporelle plus faible des femelles reproductrices, pourrait avoir contribué aux taux de reproduction plus faibles que nous avons estimés pour les individus vivant en petits groupes.

Les populations de reproducteurs coopératifs peuvent être particulièrement sensibles aux variations des taux vitaux de reproduction des individus au sein des groupes (Bateman et al. 2013 ; Bourne et al., 2020). Ainsi, nous nous sommes concentrés sur l'avantage relatif de la taille du groupe sur le succès reproductif. Bien que nous ayons inclus la survie des petits dans notre définition du succès reproductif, la démographie peut également être affectée par d'autres **taux vitaux** importants tels que la survie des adultes. Alors que Smith et al. (2010*b*) n'ont pas trouvé que la taille du groupe influençait la survie individuelle, Almberg et al. (2015) ont montré que la survie des adultes était plus élevée pour les loups en grands groupes lors d'une épidémie. La taille du groupe peut également influencer la décision d'un individu de se disperser et peut influencer le succès qu'il rencontre lors de tels événements (par exemple, les avantages liés à la taille du corps lors de la tentative de rejoindre un groupe existant). Il est concevable que la petite taille d'un groupe puisse être avantageuse pendant les périodes de faible disponibilité de nourriture, en supposant que la consommation de nourriture par individu soit plus élevée pour les individus des petits groupes que pour ceux des grands groupes. La survie des petits peut varier considérablement chez les loups gris (Miller et al., 2002) et les possibilités de reproduction sont intrinsèquement limitées dans les populations de loups. Se concentrer sur les effets de la taille et de la densité des groupes sur le succès reproductif devrait permettre de tirer des conclusions solides sur la démographie des populations de loups gris.

IMPLICATIONS

Nos résultats s'appliquent plus directement aux espèces à **reproduction coopérative** qui sont fécondes, territoriales et dans des environnements relativement stables. L'avantage général d'un

groupe de grande taille peut diminuer lorsque les ressources disponibles pour tous les membres du groupe sont insuffisantes. Dans des cas extrêmes de variabilité environnementale tels que la sécheresse, la majorité des groupes d'une population de reproducteurs coopératifs peut s'éteindre (Clutton-Brock, 2006) indépendamment de la taille du groupe, de la densité et de l'immigration.

Enfin, parce que nous montrons que les composantes affectant le recrutement sont influencées en partie par la taille des groupes, la distribution des tailles de groupes au sein d'une population peut affecter la trajectoire de la population et donc la gestion et la conservation. L'Idaho a observé un déclin de la taille moyenne des groupes depuis le début du prélèvement des loups en 2009 (Ausband et al., 2017) et des déclinés simultanés du recrutement ont également été documentés (Ausband et al., 2015). Les baisses de recrutement n'ont été documentées que pour les groupes qui se sont reproduits, cependant, et nous ne connaissons pas l'effet global au niveau de la population des tentatives de reproduction ratées depuis le début des prélèvements. **Nos résultats suggèrent qu'à mesure que la taille moyenne des groupes diminue, la fréquence des groupes qui ne parviennent pas à se reproduire augmentera, la taille des portées sera plus petite et le recrutement sera finalement plus faible.** Ces effets sur les groupes devraient toutefois devenir moins apparents à mesure que la densité globale de la population diminue.

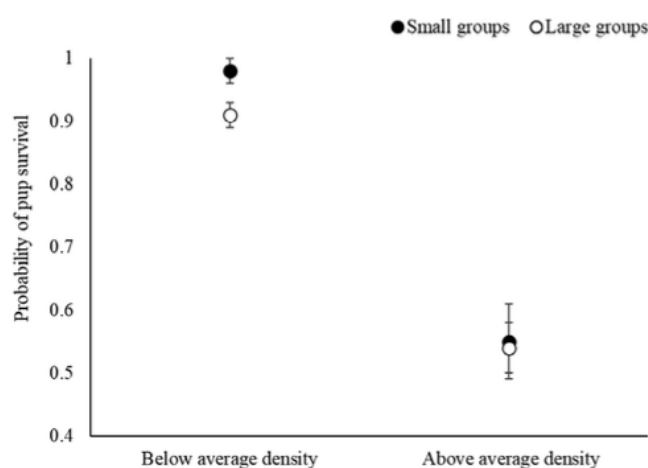


Figure 1 Probabilité estimée de survie des petits (environ 8 mois) à l'aide d'un modèle à effets mixtes pour les loups en petits et grands groupes en fonction de la densité de population en Idaho (1996-2002) et dans le parc national de Yellowstone, WY, USA (1996-2012). Les barres d'erreur représentent l'IC à 95%

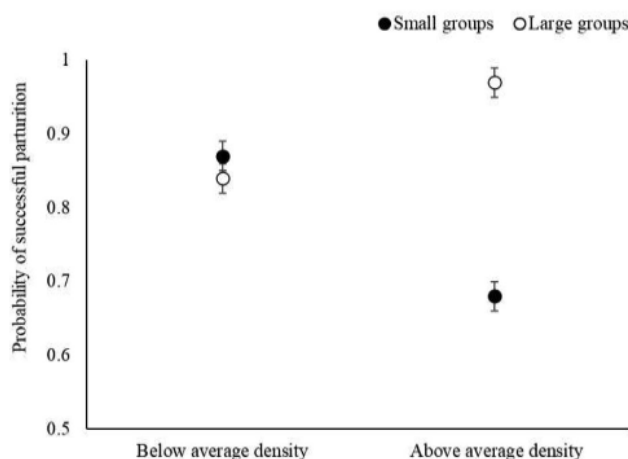


Figure 2 Probabilité estimée d'une parturition réussie (c'est-à-dire le nombre de petits observés) à l'aide d'un modèle à effets mixtes pour les loups en petits et grands groupes en fonction de la densité de population en Idaho (1996-2002) et dans le parc national de Yellowstone, WY, USA (1996-2012). Les barres d'erreur représentent l'IC à 95 %.

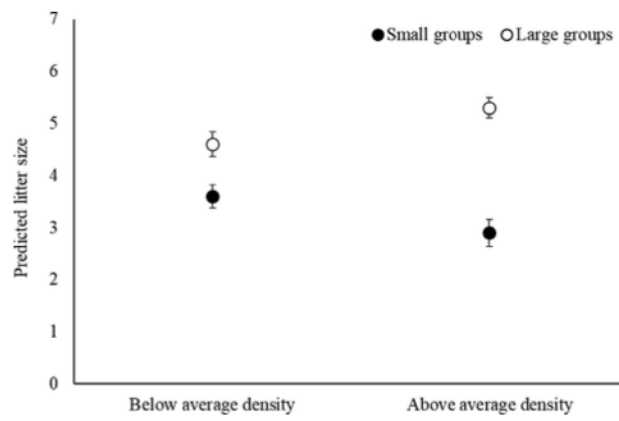


Figure 3 Taille estimée des portées à l'aide d'un modèle à effets mixtes pour les loups femelles individuels en petits et grands groupes en fonction de la densité de population en Idaho (1996-2002) et dans le parc national de Yellowstone, WY, USA (1996-2012). Les barres d'erreur représentent l'IC à 95%