

## Régulation des populations de loups revisitée - encore une fois

The Journal of Wildlife Management 78(6):963–967; 2014; DOI: 10.1002/jwmg.744

Commentary



### Wolf Population Regulation Revisited—Again

RONALD E. MCROBERTS, U.S. Forest Service, Northern Research Station, 1992 Folwell Ave., St. Paul, MN 55108, USA

L. DAVID MECH,<sup>1,2</sup> U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center, 8711–37th St. SE, Jamestown, ND 58401, USA

#### Résumé

La conclusion longtemps acceptée selon laquelle la densité des loups est régulée par la nutrition a été récemment remise en question, et l'on est arrivé à la conclusion que, à des niveaux plus élevés de biomasse de proies, des **facteurs sociaux** tels que les luttes intraspécifiques et la territorialité ont tendance à réguler la densité des loups. Nous avons réanalysé les données utilisées dans cette étude pour deux raisons : **1)** nous avons contesté l'utilisation de 2 points de données, et **2)** en raison de l'hétéroscédasticité reconnue, nous avons utilisé une analyse de régression pondérée au lieu des régressions non pondérées utilisées dans l'étude originale. Nous avons conclu que les données ne soutiennent pas l'hypothèse selon laquelle les densités de loups sont régulées par des facteurs sociaux. Publié en 2014. Cet article est une œuvre du gouvernement américain et est dans le domaine public aux États-Unis.

#### INTRODUCTION

Depuis que Pimlott (1967) a proposé que les populations de loups (*Canis lupus*) soient régulées par des facteurs sociaux, les chercheurs ont examiné cette thèse. Les premières études ont eu tendance à accepter cette possibilité (Mech 1970, Pimlott 1970, Wolfe et Allen 1973, Van Ballenberghe et al. 1975), mais finalement les travailleurs ont commencé à la remettre en question. Packard et Mech (1980) ont discuté du rôle de la biomasse des **proies vulnérables** dans la régulation des populations de loups et ont conclu que l'approvisionnement en nourriture était plus important que ce qui avait été reconnu auparavant. La biomasse des proies vulnérables est un concept valable, mais elle est dynamique et rarement mesurable (Fuller et al. 2003). Cependant, la biomasse des proies elle-même a été utilisée comme un indicateur de la biomasse des proies vulnérables. Keith (1983) a trouvé une relation linéaire forte et significative entre la biomasse des proies et la densité des loups, sur la base des données de 7 études. Fuller (1989) a confirmé cette relation sur la base de 25 études, et Fuller et al. (2003), sur la base de 32. Ces études suggèrent fortement que l'approvisionnement en nourriture plutôt que les facteurs sociaux régulent la densité des loups. Cependant, ces chercheurs n'ont pas spécifiquement étudié d'autres modèles qui pourraient également fournir un ajustement équivalent ou meilleur aux données. Il n'y a donc pas eu de test spécifique des hypothèses concurrentes.

Récemment, Cariappa et al. (2011) ont réanalysé les données que Fuller et al. (2003 : Tableau 6.2) ont utilisées dans leur analyse et ont constaté que les modèles asymptotiques non linéaires s'adaptent aux données au moins aussi bien qu'un modèle linéaire. Ces auteurs ont testé des modèles de Type 1 (linéaire), de Type 2 (croissant monotone avec une pente décroissante monotone et une asymptote) et de Type 3 (sigmoïde avec une asymptote) (Messier 1995). Les relations asymptotiques entre la biomasse des proies, représentée par un indice de biomasse (IBM), et la densité des loups impliquent qu'à des densités de loups plus importantes, des facteurs autres

que l'approvisionnement en nourriture, vraisemblablement des **facteurs sociaux**, régulent la densité des loups. En outre, Cariappa et al. (2011) ont constaté que lorsqu'ils excluaient 4 points de données représentant des populations de loups **exploitées** ou en **expansion**, les modèles asymptotiques de Types 2 et 3 s'adaptait mieux aux données que le modèle linéaire de Type 1. Cariappa et al. (2011 : 726) ont conclu que « ... les données suggèrent que les populations de loups sont autorégulées plutôt que limitées par la biomasse des proies par une marge d'au moins 3 : 1 ».

Nous sommes d'accord avec la suppression de ces 4 points de données, mais nous avons trouvé 2 autres points du tableau de Fuller et al. (2003) qui, selon nous, devraient également être supprimés, ceux représentant le parc provincial Algonquin en 1969 (Pimlott et al. 1969, Kolenosky 1972) et en 1988-1992 (Forbes et Theberge 1995). Nous pensons que ces données ne sont pas valables pour l'inclusion car le loup impliqué là-bas est plus petit (Way 2013) que les loups dans le reste des zones d'étude et est généralement considéré comme représentant une espèce différente plus étroitement liée au coyote (*Canis latrans* ; Wilson et al. 2000, Fain et al. 2010, Chambers et al. 2012, mais cf. vonHoldt et al. 2011 et Rutledge et al. 2012).

Pour reproduire les analyses de Cariappa et al. (2011), nous avons d'abord réanalysé les données originales (désignées Cariappa-all) et les données élaguées de Fuller et al. (2003) (désignées Cariappa-pruned) que Cariappa et al. (2011) ont utilisées, puis nous avons effectué la même analyse avec les 2 points du parc Algonquin élagués (désignés Present-pruned). En raison de l'hétéroscédasticité que Cariappa et al. (2011) ont reconnue mais n'ont pas traitée, nous avons également réanalysé les données en utilisant des régressions pondérées. Ces analyses ont donné lieu à une conclusion différente.

## MÉTHODES

Les analyses comprenaient l'ajustement des 3 modèles utilisés par Cariappa et al. (2011),

$$\text{Type 1: } y_i = \beta_1 \cdot x_i + \varepsilon_i \quad (1)$$

$$\text{Type 2: } y_i = \frac{\beta_1 \cdot x_i}{\beta_2 + x_i} + \varepsilon_i \quad (2)$$

$$\text{Type 3: } y_i = \frac{\beta_1 \cdot x_i^2}{\beta_2 + x_i^2} + \varepsilon_i \quad (3)$$

où  $y_i$  représente les loups/1 000 km<sup>2</sup>,  $x_i$  représente l'IBM, les  $\beta_s$  sont des paramètres à estimer et  $\varepsilon_i$  est un terme résiduel supposé suivre une distribution gaussienne (normale),  $N(0 ; \sigma^2)$ . Nous avons également ajusté un quatrième modèle, quadratique,

$$\text{Quad: } y_i = \beta_1 \cdot x_i + \beta_2 \cdot x_i^2 + \varepsilon_i \quad (4)$$

pour faciliter un test statistiquement rigoureux de la courbure de la relation entre la densité de loups et l'IBM.

Nous avons ajusté tous les modèles de régression en utilisant des méthodes de maximum de vraisemblance pour chacun des 3 ensembles de données sous l'hypothèse d'homoscédasticité d'une variance résiduelle constante distribuée de manière gaussienne (c'est-à-dire que pour tous les  $i$ ,  $\sigma^2_i = \sigma^2$ ). Sous cette hypothèse, les estimations des paramètres du maximum de vraisemblance et des

moindres carrés sont identiques. Nous avons calculé la même métrique que celle rapportée par Cariappa et al. (2011) : le logarithme naturel de la vraisemblance gaussienne,

$$\ln(\lambda) = -\frac{n}{2} \ln(2 \cdot \pi \cdot \sigma^2) - \frac{1}{2 \cdot \sigma^2} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y})^2 \quad (5)$$

où  $\lambda$  désigne la vraisemblance et  $n$  la taille de l'échantillon ; Critère d'information d'Akaike,

$$\text{AIC} = 2 \cdot p - 2 \cdot \ln(\lambda) \quad (6)$$

où  $p$  désigne le nombre de paramètres estimés : pour le modèle de Type 1,  $p = 2$  ( $\beta_1, \sigma$ ) ; pour les modèles de Type 2, de Type 3 et 1 Quad,  $p = 3$  ( $\beta_1, \beta_2, \sigma$ ) ; critère d'information d'Akaike pour petit échantillon,

$$\text{AIC}_c = \text{AIC} + \frac{2 \cdot p \cdot (p + 1)}{n - p - 1} \quad (7)$$

et

poids d'Akaike,

$$\text{WT}_j = \frac{\exp(-(1/2)\Delta_j)}{\sum_{i=1}^3 \exp(-(1/2)\Delta_i)} \quad (8)$$

où  $j$  désigne un modèle de Type  $j$ ,  $\Delta_j = \text{AIC}_{c,j} - \text{AIC}_{c,\min}$ , et  $\text{AIC}_{c,\min}$  est la valeur  $\text{AIC}_c$  minimale parmi les 3 modèles. Les poids d'Akaike représentent des ressemblances normalisées et relatives et sont utiles pour comparer les modèles (Burnham et Anderson 2002 : Section 2.9.1). La comparaison des métriques pour les ensembles de données Cariappa-all et Cariappa-pruned tels que nous les avons calculés et tels que rapportés par Cariappa et al. (2011) a constitué un contrôle de cohérence des méthodes.

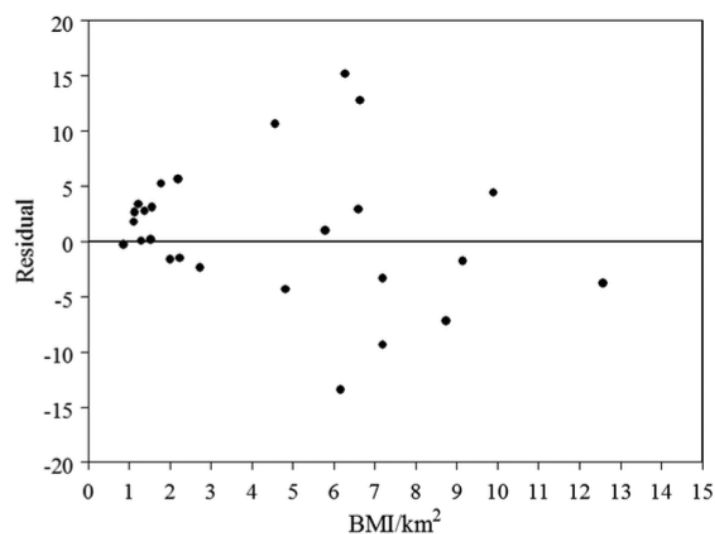
Les graphiques des résidus en fonction de l'IBM pour les 12 combinaisons des 3 ensembles de données et des 4 modèles présentent tous des signes évidents d'hétéroscédasticité (Fig. 1). Dans de tels cas, l'hypothèse selon laquelle  $\sigma^2_i = \sigma^2$  est violée, et des analyses pondérées doivent être utilisées où chaque observation est pondérée par l'inverse de sa variance résiduelle, c'est-à-dire la variance résiduelle, c'est-à-dire que le poids de la  $i$ ème observation est de  $\omega_i = \sigma^{-2}_i$  (Draper et Smith 1966). Les analyses préliminaires indiquent que les variances résiduelles sont approximativement proportionnelles à l'IBM pour tous les ensembles de données et modèles. Par conséquent, pour tenir compte de l'hétéroscédasticité, nous avons pondéré toutes les observations par l'inverse de leur IBM correspondant pour toutes les analyses. Nous avons recalculé les mêmes mesures décrites dans les équations (5)-(8) en utilisant la forme hétéroscédastique de  $\ln(\lambda)$  :

$$\ln(\lambda) = -\frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left[ \ln(2 \cdot \pi \cdot \sigma_i^2) + \left( \frac{y_i - \hat{y}}{\sigma_i} \right)^2 \right] \quad (9)$$

En outre, pour les modèles de Types 2 et 3, nous avons explicitement estimé les asymptotes,  $\beta_1$ , et leurs erreurs standard.

La question de savoir si le modèle linéaire de Type 1 ou l'un des modèles asymptotiques non linéaires de Type 2 ou 3 représente mieux la relation entre la densité de loups et l'IBM est étroitement liée à la question de savoir si la relation est linéaire ou présente une courbure. Si la qualité de l'ajustement d'un modèle asymptotique est statistiquement supérieure à l'ajustement d'un modèle linéaire, alors on peut conclure à une courbure dans la relation ; dans le cas contraire, on ne peut pas conclure à une courbure et, dans un souci de parcimonie, le modèle linéaire plus simple serait généralement sélectionné. Les tests statistiquement rigoureux visant à déterminer si

l'ajustement d'un modèle plus complexe est meilleur que celui d'un modèle moins complexe ne sont possibles que si la forme de modèle moins complexe est imbriquée dans la forme de modèle plus complexe. Par exemple, le modèle linéaire de Type 1 est imbriqué dans le modèle quadratique parce que ce dernier peut être réduit au premier simplement en éliminant le terme quadratique. Par conséquent, si l'ajustement du modèle quadratique est statistiquement meilleur que celui du modèle de Type 1, la conclusion d'une courbure dans la relation est justifiée. Cependant, comme le modèle linéaire de Type 1 n'est pas imbriqué dans les modèles de Type 2 ou 3, la signification statistique ne peut pas être évaluée en comparant les ajustements de ces modèles, d'où l'utilisation du modèle Quad. Bien que le modèle Quad ne soit pas nécessairement asymptotique, il permet un degré considérable de flexibilité et est approprié pour évaluer la courbure. Il est important de noter que le modèle Quad n'est utilisé que dans le but d'évaluer la courbure ; nous ne suggérons pas qu'il soit utilisé à la place des modèles de Type 2 ou de Type 3 dans le cas où une courbure significative est détectée.



**Figure 1.** Résidus en fonction de l'indice de biomasse des ongulés (IBM) en équivalents cerfs de Virginie/km<sup>2</sup> (Fuller et al. 2003 : Tableau 6.2) pour le modèle linéaire non pondéré de Type 1 et l'ensemble de données élaguées. L'ensemble de données élaguées comprend les 28 populations de loups d'Amérique du Nord utilisées par Cariappa et al. (2011), à l'exception de deux populations du parc Algonquin, en Ontario (Fuller et al. 2003 : Tableau 6.2)

Lorsque les modèles sont emboîtés, le test du rapport de vraisemblance peut être utilisé pour vérifier si l'ajustement d'un modèle plus complexe est statistiquement plus important que l'ajustement d'un modèle emboîté moins complexe (Strawderman 1983). La statistique du test est calculée comme suit,

$$D = 2 \cdot [\ln(\lambda_1) - \ln(\lambda_2)], \quad (10)$$

où  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont les vraisemblances pour les ajustements des modèles moins complexes et plus complexes, respectivement. Nous avons utilisé le test du rapport de vraisemblance pour tester la courbure en vérifiant si l'ajustement du modèle Quad, qui peut prendre en compte la courbure, était statistiquement meilleur que l'ajustement du modèle linéaire de type 1, qui ne peut pas prendre en compte la courbure. Pour cette étude, on peut supposer que  $D$  suit une distribution  $\chi^2$  avec des degrés de liberté,  $df$ , égaux à la différence du nombre de paramètres pour les modèles comparés ; dans ce cas,  $df = 1$ .

## RÉSULTATS

Pour les analyses non pondérées, en utilisant  $p = 1, 2$  et  $2$  pour les modèles de Type 1, 2 et 3 comme l'ont fait Cariappa et al. (2011), nos estimations des paramètres décrits dans les équations (5)-(8) pour les ensembles de données Cariappa-all et Cariappa-pruned étaient, à une exception mineure près, dans les limites des erreurs d'arrondi de celles rapportées par Cariappa et al. (2011), ce qui indique une cohérence par rapport aux méthodes. En utilisant  $p = 2, 3$  et  $3$  pour les modèles de Type 1, 2 et 3, comme il se doit, le modèle linéaire de Type 1 était supérieur pour les ensembles de données Cariappa-all et Present-all, mais le modèle asymptotique de Type 2 était supérieur pour l'ensemble de données Cariappa-pruned (Tableau 1). Pour chaque ensemble de données,  $0,50 \leq WT \leq 0,60$  pour le modèle supérieur, mais au moins 1 autre modèle avait  $WT \geq 0,20$ .

**Tableau 1.** Comparaison des régressions pondérées par rapport aux régressions non pondérées pour les relations entre la densité de loups et l'indice de biomasse (IBM) utilisées par Cariappa et al. (2011) et la présente étude. Le modèle 1 est linéaire, le modèle 2 augmente de façon monotone avec une pente monotone décroissante et une asymptote, et le modèle 3 est sigmoïde avec une asymptote. AIC est le critère d'information d'Akaike, et  $AIC_c$  est le même ajusté pour les petits échantillons.  $\Delta AIC_c$  est la différence entre les modèles imbriqués.  $Wt$  est une mesure relative de l'adéquation d'un modèle aux données, les valeurs les plus élevées indiquant une meilleure adéquation

Dataset	Model	No. of model parameters ( $p$ )	Sample size	$\ln(\lambda)^a$	AIC	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	$Wt$
Unweighted								
Cariappa all	1	2	32	-111.1	226.1	226.5	0.0	0.52
	2	3	32	-110.0	226.0	226.9	0.4	0.42
	3	3	32	-112.1	230.1	230.9	4.4	0.06
Cariappa pruned	1	2	28	-97.3	198.6	199.1	1.7	0.24
	2	3	28	-95.2	196.4	197.4	0.0	0.56
	3	3	28	-96.2	198.4	199.4	2.0	0.20
Present pruned	1	2	26	-84.5	172.9	173.4	0.0	0.62
	2	3	26	-83.7	173.4	174.5	1.1	0.36
	3	3	26	-86.4	178.7	179.8	6.4	0.03
Weighted								
Cariappa all	1	2	32	-105.8	215.5	216.0	1.0	0.29
	2	3	32	-104.1	214.1	215.0	0.0	0.48
	3	3	32	-104.8	215.6	216.5	1.5	0.33
Cariappa pruned	1	2	28	-92.0	187.9	188.4	1.5	0.22
	2	3	28	-90.4	186.8	187.8	0.9	0.30
	3	3	28	-90.0	185.9	186.9	0.0	0.47
Present pruned	1	2	26	-77.7	159.4	160.0	1.5	0.31
	2	3	26	-75.7	157.4	158.5	0.0	0.66
	3	3	26	-78.9	163.8	164.9	6.4	0.03

<sup>a</sup>  $\ln(\lambda)$ , log likelihood.

Pour les analyses pondérées, le modèle de Type 2 avait un  $WT$  plus important pour les ensembles de données Cariappa-all et Present, tandis que le modèle de Type 3 avait un  $WT$  plus important pour l'ensemble de données Cariappa-pruned. Pour chaque ensemble de données,  $0,48 \leq WT \leq 0,67$  pour le modèle asymptotique, mais  $0,20 \leq WT \leq 0,30$  pour le modèle linéaire de Type 1. Ainsi, la preuve n'a pas été faite que l'un ou l'autre des modèles de Type 2 ou de Type 3 était supérieur au modèle linéaire de Type 1 pour aucun des ensembles de données.

Les différences de  $\ln(\lambda)$ , AIC et  $AIC_c$  entre les analyses non pondérées et pondérées peuvent être attribuées à la prise en compte ou non des effets de l'hétéroscédasticité lors du calcul de  $\ln(\lambda)$ . La seule différence entre les équations (5) et (9) est de savoir si une valeur distincte ou commune de  $\sigma^2$  est utilisée pour chaque observation.

Pour les analyses pondérées, aucun des tests de rapport de vraisemblance pour la courbure des relations entre la densité de loups et l'IBM pour l'un des 3 ensembles de données n'a indiqué que la qualité de l'ajustement du modèle Quad était statistiquement significativement plus grande au

niveau  $\alpha = 0,05$  que pour le modèle linéaire de Type 1. Ce résultat, associé aux similitudes des estimations de vraisemblance pour le modèle Quad et les modèles de type 2 et 3, suggère l'absence de courbure significative dans les relations.

Pour le modèle de Type 2, les estimations de l'asymptote allaient de 89,39 à 107,33 avec des erreurs types allant de 52,88 à 65,47. Les limites inférieures des intervalles de confiance à 95% pour les estimations étaient inférieures à 0, et les limites supérieures allaient d'environ 190 à 235. Ainsi, les estimations de l'asymptote étaient si imprécises qu'elles étaient presque sans signification. Ce résultat peut être attribué à de multiples causes, notamment à un modèle qui est soit mal formulé, soit qui comporte trop de paramètres par rapport aux attributs des données. En particulier, pour cette étude, les valeurs d'IBM correspondant à 90% des estimations d'asymptotes du modèle de Type 2 se situaient entre 140 et 175 environ, alors que la valeur d'IBM la plus élevée de tous les ensembles de données était inférieure à 15. Ainsi, toute tentative d'ajustement d'un modèle asymptotique à ces données devrait produire des estimations imprécises de l'asymptote et des résultats non concluants concernant la supériorité du modèle. Les estimations des asymptotes du modèle de Type 3 pour les 3 ensembles de données varient de 27,64 à 31,71, toutes considérablement inférieures aux plus grandes densités de loups observées dans les données. Ce résultat anormal suggère également un modèle inapproprié par rapport à la nature des données.

Dans l'ensemble, bien qu'un modèle asymptotique de Type 2 ou 3 ait produit des représentations légèrement meilleures de la relation entre la densité de population de loups et l'IMC exposée dans les données que le modèle linéaire de Type 1, le degré auquel ils représentent mieux la relation n'est pas assez important pour être qualifié de statistiquement significatif. De plus, les estimations des asymptotes, en particulier leur imprécision, pour les modèles de Types 2 et 3 suggèrent des observations insuffisantes pour de grandes valeurs d'IMC pour justifier les formes asymptotiques du modèle et les paramétrisations. Ainsi, le résultat technique général est que, sur la base des données disponibles, aucun argument convaincant ne peut être avancé pour rejeter le modèle linéaire de Type 1, plus simple et plus parcimonieux, en faveur des modèles non linéaires de Type 2 ou de Type 3.

## DISCUSSION

Nos résultats indiquent que, contrairement à Cariappa et al. (2011), l'hypothèse selon laquelle la densité des loups est régulée par la biomasse des proies est davantage soutenue pour toutes les valeurs de biomasse mesurées à ce jour (Fuller et al. 2003). Bien que des **facteurs sociaux** tels que la territorialité et les conflits intraspécifiques, l'âge de la première reproduction et la dispersion, tels que discutés par Packard et Mech (1980), opèrent dans les populations de loups, ils ne peuvent finalement qu'ajuster les densités de base des loups aux valeurs de biomasse à des échelles plus fines que celles mesurées jusqu'à présent. Cette conclusion n'est pas si surprenante étant donné les rapports sur les densités de loups dans les territoires de meutes individuelles (Tableau 2) qui dépassent de loin celles rapportées pour les densités de population utilisées dans le tableau de Fuller (2003). Ces grandes densités de meute montrent qu'au moins au sein des meutes, les facteurs sociaux ne limitent pas les densités.

Cariappa et al. (2011) ont également émis l'hypothèse qu'une limite inférieure putative de la taille du territoire des loups postulée par Jedrzejewski et al. (2007) pourrait avoir conduit à l'asymptote supérieure que Cariappa et al. (2011) ont trouvée. Cependant, la preuve d'une taille de territoire



asymptotique inférieure est erronée. Jedrzejewski et al. (2007 : 74) soutiennent que « ... les loups n'ont pas réduit leurs territoires en dessous d'une certaine valeur asymptotique (environ 80-100 km<sup>2</sup>), même si le nombre de proies continuait à croître ». Leurs preuves Jedrzejewski et al. (2007 : Tableau 5) ont cité à la fois la taille des individus et des territoires et la taille moyenne des territoires de la population. Néanmoins, certaines des tailles moyennes de territoire qu'ils ont citées comprenaient des territoires individuels aussi petits que 50 km<sup>2</sup> (Fuller 1989), et ces auteurs ont négligé des territoires signalés aussi petits que 20 km<sup>2</sup> (Mech et Tracy 2004 ; Tableau 2). Ainsi, bien que l'échec du rejet d'une hypothèse nulle ne constitue pas une preuve de l'hypothèse, les analyses ne soutiennent ni l'asymptote inférieure putative de 80 à 100 km<sup>2</sup> pour la taille des territoires de meute de loups ni la proposition de Jedrzejewski et al. (2007) selon laquelle les facteurs sociaux déterminent la taille minimale des territoires de meute.

**Tableau 2.** Densités de loups rapportées dans les territoires individuels de meutes de loups qui dépassent les densités moyennes de population de loups rapportées par Fuller et al. (2003)

Density wolves/1,000 km <sup>2</sup>	Territory size (km <sup>2</sup> )	No. of locations	Source
156	64	213	Scott and Shackleton (1982)
67	75	135	Scott and Shackleton (1982)
92 <sup>a</sup>			Peterson and Page (1988)
59 <sup>b</sup>	153 <sup>c</sup>	94 <sup>c</sup>	Fuller (1989)
175 <sup>c</sup>	23	39	Mech and Tracy (2004)
308 <sup>c</sup>	20	44	Mech and Tracy (2004)
182 <sup>c</sup>	33	88	Mech and Tracy (2004)
59 <sup>d</sup>	84	28	Mech and Barber-Meyer (unpublished)
106 <sup>e</sup>	38	30	Mech and Barber-Meyer (unpublished)

<sup>a</sup> Mean of 5 packs.

<sup>b</sup> Mean of 4 packs.

<sup>c</sup> The same pack at different periods from October 1997–March 1999.

<sup>d</sup> Wolf 7,172 pack of 5 during winter from 2 July 2012 to 15 July 2013.

<sup>e</sup> Wolf 7,175 pack of ≥4 during winter from 27 July 2012 to 15 July 2013.

Nos résultats contredisent également la conclusion selon laquelle une limite supérieure de densité de 69 loups pour 1 000 km<sup>2</sup> existe dans les populations de loups (Cariappa et al. 2011). Au contraire, nous n'avons trouvé aucune preuve d'une densité maximale de loups, sauf celle dictée par la biomasse.

Une certaine subjectivité réside dans la sélection des données à utiliser pour déterminer la forme des modèles reliant la densité de loups à l'IBM, comme en témoignent les différents choix effectués par Fuller et al. (2003), Cariappa et al. (2011) et nos analyses. Bien que nous soyons d'accord avec la décision de Cariappa et al. (2011) de supprimer 4 points des données de Fuller et al. (2003), d'autres chercheurs pourraient ne pas être d'accord avec eux ou avec notre raisonnement pour supprimer 2 points supplémentaires. Cependant, même si l'on est d'accord avec notre décision, et même si les analyses non pondérées discutables sont utilisées, notre analyse démontre clairement que la différence entre conclure que la densité des loups est régulée par la nourriture ou par des facteurs sociaux - une controverse qui dure depuis 5 décennies - ne dépend que de 2 points de données sur 28.

## IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Nos analyses indiquent que la question de savoir si la densité des loups est régulée par la biomasse des proies ou par des facteurs sociaux lors de densités élevées de proies doit rester ouverte. L'information la plus importante que les gestionnaires devraient prendre en compte est que,

indépendamment de ce qui régule les densités de loups, ces densités peuvent dépasser de loin les 69/1 000km<sup>2</sup> proposés comme limite supérieure dans le modèle de Cariappa et al. (2011 ; Tableau 2). Les chercheurs doivent toutefois examiner de près tous les facteurs de régulation possibles. Comme Cubaynes et al. (2014) l'ont constaté, les fortes densités de loups peuvent augmenter l'agressivité intraspécifique. Bien qu'une telle agression en elle-même ne puisse pas réguler les populations de loups car la survie et la dispersion des petits sont également d'une importance critique (Mech et al. 1998, Adams et al. 2008), l'agression reste un facteur à prendre en compte et justifie des recherches plus approfondies sur son rôle dans la régulation des populations de loups.